Band 47 / Heft 3 Januar 1961

MONWEALTH INST.
OMOLOGY LIBRARY
28 JAN 1961
AL Eu.270
ARATE

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

BEGRÜNDET VON K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER

Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie
an der Universität München

Mit 63 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN
POSTVERLAGSORT HAMBURG

Inhalt

ORIGINALAUFSÄTZE

Zur Kenntnis der Beißinsekten als Überträger pflanzlicher Viren, Teil I. Von H. SCHMUTTERER 277

Beitrag zur Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. *(Orthoptera, Blattidae)* und vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus der chlorierten Kohlenwasserstoffe Chlordan und Heptachlor, Teil I. Von F. PH. J. NEUBECKER 302

Die morphologischen und ökologischen Grundlagen des Generationswechsels monözischer und heterözischer Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel. Von G. LAMPEL 334

KLEINE MITTEILUNGEN 376

Diesem Heft liegt ein Spezialprospekt des Verlages Paul Parey bei

---

Schriftleitung: Alle Einsendungen sind mit dem ausdrücklichen Vermerk „Für Zeitschrift für angewandte Entomologie" ausschließlich an Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb., zu richten.

Manuskripte: Die Zeitschrift veröffentlicht Originalabhandlungen, kleine Mitteilungen und Buchbesprechungen. Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Tabellen und Abbildungen wird gebeten, auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Abhandlung ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in deutscher und, wenn möglich, englischer Sprache anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Für Manuskripte, die einen Umfang von 50 Seiten übersteigen, bittet der Herausgeber, vor Absendung mit ihm Fühlung aufzunehmen.
Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu schreiben und Sperrungen möglichst zu vermeiden. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen, die bereits erfolgten Veröffentlichungen entnommen werden sollen, ist eine genaue Quellenangabe erforderlich.
Mit der Übergabe des Manuskriptes überträgt der Verfasser dem Verlag Paul Parey das Recht, die Herstellung von photomechanischen Vervielfältigungen in gewerblichen Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 zu genehmigen.

Honorierung: Das Mitarbeiterhonorar beträgt DM 40,– je Druckbogen von 16 Seiten. Mehr als drei Druckbogen je Beitrag werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen sind honorarfrei.

Sonderdrucke: Die Verfasser von Originalarbeiten erhalten von ihrem Beitrag nach Druckbeendigung auf Wunsch unberechnet 30 Sonderdrucke, die Verfasser von Doktor-Arbeiten 50 Sonderdrucke. Mehrbedarf kann gegen Berechnung angefertigt werden, jedoch nur, wenn die Bestellung unmittelbar mit der Rücksendung der Fahnenkorrektur, spätestens der 1. Umbruchkorrektur, bei der Schriftleitung aufgegeben worden ist.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdruckes und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jedes Photokopierblatt eine Marke im Betrag von DM 0,30 zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge im Umfang von ungefähr 7 Druckbogen je Heft. Jährlich erscheinen etwa 6 bis 8 Hefte, von denen 4 jeweils einen Band bilden. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes und verlängert sich jeweils stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Die Hefte werden einzeln berechnet. Der Preis beträgt je Druckbogen etwa DM 4,–. Der Preis der Hefte außerhalb des Abonnements ist jeweils um 10 % teurer.
Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstr. 12, bestellt werden.

© Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1961 · Printed in Germany by Westholst. Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein

Z. ang. Ent. Bd. 47 (1961) H. 3 S. 277–376

Abonnementspreis dieses Heftes DM 26,— Einzelpreis DM 28,60

Aus dem Institut für Phytopathologie der Justus-Liebig-Universität Gießen
Direktor: Prof. Dr. E. Brandenburg

Zur Kenntnis der Beißinsekten als Überträger pflanzlicher Viren

Teil I

Von H. Schmutterer

Mit 9 Abbildungen

I. Allgemeiner Teil

A. Einleitung

Die Beziehungen zwischen Viren und Insekten, die sie von Pflanze zu Pflanze übertragen, sind ein Forschungsgebiet mit vielen ungelösten Problemen. Es ist auf Grund der bisherigen Untersuchungsergebnisse sicher, daß bei einigen saugenden Insekten ein sehr spezialisiertes Verhältnis zwischen Virus und Vektor besteht.

Das Verhältnis zwischen *Beißinsekten* und pflanzlichen Viren wurde bis jetzt nur in wenigen Fällen eingehender studiert (Walters 1952, Freitag 1956). Soweit diese Untersuchungen einen Schluß zulassen, ist das Wechselspiel zwischen Vektor und Virus bei den beißenden Insekten weniger kompliziert als bei den saugenden.

Die geringe Zahl der Arbeiten über das Virus-Vektor-Verhältnis läßt auch bei den Beißinsekten noch manche Frage offen. Das Ziel mehrjähriger eigener Untersuchungen an virusübertragenden Beißinsekten bestand darin, zur Klärung einiger Fragen auf diesem Gebiet beizutragen.

B. Übersicht über die als Virusvektoren erkannten Beißinsekten und ihr Verhältnis zu Pflanzenviren[1]

Nur ein Bruchteil der bis jetzt als Überträger von Pflanzenviren bekannten Insekten besitzt beißende Mundgliedmaßen. Der Rest gehört fast ausnahmslos zu Gruppen mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen, hauptsächlich zu den Pflanzenläusen. Heinze (1951) nennt in seiner Zusammenstellung der „Überträger pflanzlicher Viruskrankheiten" insgesamt 36 Beißinsekten oder Larven mit beißenden Mundteilen (Raupen), bei denen eine Übertragung von Viren nachgewiesen worden ist. Bei einem verhältnismäßig hohen Prozentsatz dieser Arten hält er jedoch die Fähigkeit zur Virusübertragung für zweifelhaft, so daß die Zahl der nach seiner Auffassung sicheren Vektoren unter den Beißinsekten nur insgesamt 27 beträgt. Demgegenüber sind nicht weniger als 134 Pflanzenlausarten als sichere Virusvektoren aufgeführt.

[1] Abgeschlossen im Dezember 1958.

Seit der Veröffentlichung der Übersicht über die virusübertragenden Insekten von HEINZE (1951) hat die Zahl der als Vektoren erkannten Beißinsekten nicht wesentlich zugenommen. Sie dürfte heute bei etwa 40 Arten liegen. Dieser Sachverhalt beruht teilweise darauf, daß sich infolge der großen Artenzahl und wirtschaftlichen Bedeutung der saugenden Virusüberträger die meisten Virusforscher fast nur mit Pflanzenläusen beschäftigen. Die Zahl der virusübertragenden Beißinsekten ist aber sicherlich höher als die bisher ermittelte.

Bei den Virusüberträgern mit beißenden Mundteilen handelt es sich vor allem um Käfer, die fast ausschließlich zur Familie *Chrysomelidae* (Blattkäfer) gehören. Von HEINZE (1951) werden 19 Blattkäferarten als sichere und 2 als unsichere Überträger angeführt. Von diesen Arten entfallen nicht weniger als 12 auf die *Halticinae* (Flohkäfer).

Die Orthopteren bilden unter den Virusüberträgern mit beißenden Mundwerkzeugen die zweitstärkste Gruppe. 6 Feldheuschrecken- und 2 Laubheuschreckenarten sind zur Übertragung von Pflanzenviren befähigt, außerdem auch ein Ohrwurm.

Werden die mit beißenden Mundwerkzeugen versehenen Schmetterlingsraupen hier auch noch zur Gruppe der Beißinsekten gerechnet, so kann man 5 Arten anführen. HEINZE hält jedoch bei allen Raupen eine Virusübertragung für fraglich. Nach neueren Untersuchungen (BRČÁK 1955) steht jedoch endgültig fest, daß Viren wie das Tabakmosaikvirus von ihnen gelegentlich übertragen werden können.

Der Vollständigkeit halber wäre schließlich noch eine Blattwespen- und eine Schnakenart zu nennen, deren Larven zur Übertragung von Viren fähig sein sollen. Wenn HEINZE dies in Zweifel zieht, so ist er damit wahrscheinlich im Recht.

Bei den Viren, die von Beißinsekten übertragen werden, handelt es sich in der Regel um hochinfektiöse Formen, zu deren Verbreitung saugende Insekten in einigen Fällen nicht in der Lage sind. Das Tabakmosaikvirus übertragen die Feldheuschrecke *Melanoplus differentialis* Thos. (WALTERS 1951), die Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* L. (SCHMUTTERER 1956), die Raupen von *Protoparce sexta* Joh. (ELMER 1925), *Phytometra gamma* L. (SUKHOV & VOVK 1945, BRČÁK 1955) und *Heliothis assulta* Gn. (HIRAYAMA 1939). Das gelbe Mairübenmosaik wird von der Laubheuschrecke *Leptophyes punctatissima* Bosc., der Feldheuschrecke *Chortippus bicolor* Charp., dem Ohrwurm *Forficula auricularia* L. (MARKHAM & SMITH 1949), den Blattkäfern *Phaedon cochleariae* F., *Phyllotreta cruciferae* Goeze, *Ph. nemorum* L., *Ph. undulata* Kutsch. und *Ph. vittula* Redt. übertragen. Die Spindelknollenkrankheit der Kartoffel hat die Feldheuschrecken *Melanoplus angustipennis* Dodge, *M. bivittatus* Say (Goss 1928), *M. femur-rubrum* De Geer und *M. plumbeus* Dodge, die Blattkäfer *Leptinotarsa decemlineata* SAY (larv.) (Goss 1930, FOLSOM 1931), *Systena elongata* F. (Goss 1930), *S. taeniata* Say (SMITH 1937), *Disonycha triangularis* Say, *Epithrix cucumeris* Harr. (FOLSOM 1931), *E. similiaris* Gentn. und *E. tuberis* Gentn. als Vektoren. Zur Übertragung der ungefleckten kräuseligen Verzwergung der Kartoffel sind die Chrysomeliden *Leptinotarsa decemlineata, Systena elongata, Disonycha triangularis, Epithrix cucumeris, E. similiaris* und *E. tuberis* befähigt. Als Überträger des Mosaikvirus der Kundebohne kennt man die Blattkäfer *Ceratoma trifurcata* Forst. (SMITH 1924, MCLEAN 1941) und *Ceratoma ruficornis* Ol. (DALE 1949, 1953), als Vektoren des Kürbismosaikvirus (squash mosaic virus) *Diabrotia undecimpunctata undecimpunctata* Mann., *D. trivittata* Mann. und *D. vittata* F. (FREITAG 1941, 1956). Die beiden zuerst genannten Käferarten können auch das Kürbisringmosaik-Virus übertragen, während die Übertragung des westlichen Gurkenmosaiks durch *D. trivittata* nur ganz selten zustande kommt. *Diabrotia*-Arten sollen auch nach Angaben von DOOLITTLE (1920) als Vektoren des Gurkenmosaiks fungieren. Die amerikanische Feldheuschrecke *Melanoplus differentialis* überträgt außer dem bereits genannten Tabakmosaikvirus das Kartoffel-x-Virus und das Tabakringflecken-Virus (WALTERS 1951). Der Bohnenkäfer *Acanthoscelides obtectus* Say ist ein gelegentlicher Überträger des Bohnenmosaiks (REID 1946). Nach LARSON & WALKER (1939) kann die Raupe des kleinen Kohlweißlings *Pieris rapae* L. ein nicht näher bestimmtes Kohlvirus übertragen.

Wenn man von einigen noch nicht geklärten Fällen absieht, so sind mit dieser Aufzählung alle wichtigen beißenden Vektoren sowie die von ihnen übertragbaren Viren erfaßt. Wie schon erwähnt, werden manche der angeführten Viren wie das Tabakmosaikvirus und das Kartoffel-x-Virus praktisch nur von beißenden Insekten übertragen, wenn man von der Möglichkeit einer mechanischen Übertragung durch Kontakt u. dgl. absieht.

Man hat bisher nur in wenigen Fällen genau untersucht, wie lange die Beißinsekten an kranken Pflanzen fressen müssen, um Viren übertragen zu können und wie lange sie zur Übertragung befähigt sind. Soweit sichere Angaben vorliegen, benötigen die Vektoren nur eine Fraßzeit von wenigen Minuten, um infektiös zu werden. Nach WALTERS (1952) kann die Feldheuschrecke *Melanoplus differentialis* das Tabakmosaikvirus, das Kartoffel-

x-Virus und das Tabakringspotvirus schon nach 2 Minuten Fraßzeit an einer kranken Pflanze auf eine gesunde übertragen. Die Heuschrecke behält ihre Infektiosität bis höchstens 24 Stunden bei. Nach FREITAG (1956) überträgt der Blattkäfer *Diabrotia trivittata* das Kürbismosaik nach einem Fraß an einer kranken Pflanze von 5 Minuten Dauer. Der Käfer bleibt jedoch bis zu 17 Tagen nach der Aufnahme kranken Pflanzenmaterials infektiös, die nah verwandte Art *Diabrotia undecimpunctata* bis zu 20 Tagen. Die ebenfalls zu den Chrysomeliden gehörende Art *Ceratoma ruficornis* überträgt das Mosaik der Kundebohne 14 Tage lang und ist schon nach Fraßzeiten von weniger als 5 Minuten Dauer infektiös (DALE 1953). Die Larve des Meerrettichblattkäfers *Phaedon cochleariae* behält ihre Übertragungsfähigkeiten nach Aufnahme des gelben Mairübenmosaiks bis zu 8 Tagen bei (SMITH 1951).

Es ist anzunehmen, daß es sich bei *Melanoplus differentialis* und einigen weiteren beißenden Vektoren bei der Virusübertragung um einen rein mechanischen Vorgang handelt. Das hochinfektiöse Virus gerät beim Fraß an die Mundwerkzeuge und wird von dort bei der Nahrungsaufnahme auf gesunde Pflanzen übertragen. Nach einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum wird es so verdünnt oder inaktiviert, daß die Infektiosität des Vektors erlischt. Die 14–20 Tage anhaltenden Übertragungsfähigkeiten der von DALE (1953) und FREITAG (1956) untersuchten Blattkäfer lassen dagegen den Schluß zu, daß hierbei nicht nur eine rein mechanische Virusübertragung vorliegt. Wahrscheinlich gilt das gleiche auch für den Meerrettichblattkäfer und verschiedene Erdflohkäfer, die das gelbe Mairübenmosaik mehrere Tage übertragen können (MARKHAM & SMITH 1949).

Von MARKHAM & SMITH (1949), WALTERS (1952), DALE (1953) und FREITAG (1956) wird dem Saft, den manche Beißinsekten wie Blattkäfer und Heuschrecken aus ihrem Darm auswürgen können, bei der Virusübertragung eine wesentliche Bedeutung beigemessen. Diese Flüssigkeit, die WALTERS (1952) als Buccalsaft bezeichnet, besteht aus dem Saft aufgenommener Pflanzenteile, Verdauungssekreten und bei Heuschrecken auch Absonderungen der Speicheldrüsen. Der Kopfsaft wird vor allem von solchen Arten ausgewürgt, die keine funktionstüchtigen Speicheldrüsen besitzen, um die Aufnahme der Nahrung zu erleichtern. Das ist bei manchen Blattkäfern der Fall (MARKHAM & SMITH 1949, DALE 1953). Man nimmt an, daß die für längere Zeit infektiösen beißenden Vektoren solange gesunde Pflanzen anstecken können, wie in ihrem ausgewürgten Darmsaft, der beim Fraß mit dem Pflanzengewebe in Kontakt kommen kann, aktives Virus vorhanden ist.

Manche hochinfektiösen Pflanzenviren wie das Tabakmosaikvirus werden im Darmkanal der Vektoren nur teilweise inaktiviert, wie aus den Versuchen von SMITH (1941), SUKHOV & VOVK (1945), WALTERS (1952), FREITAG (1956) und BRČÁK (1955, 1957) hervorgeht. Dagegen können Viren mit geringerer Infektiosität beim Durchgang durch den Insektendarm ihre Aktivität restlos verlieren. Das gilt beispielsweise für das Solanum Virus 1, Nicotiana Virus 12 und Beta Virus 1, wenn es den Darm der Raupe von *Protoparce sexta* passiert (SMITH 1941). Aus dem Vorderdarm ausgewürgter Saft (Buccalsaft), Darmhomogenate und Blut sowie Preßsäfte aus ganzen Insekten können auf das Tabakmosaikvirus eine hemmende Wirkung ausüben (BLACK 1939, JOHNSON 1941, SMITH 1941, WALTERS 1952). Man hat auch nachgewiesen, daß der Speichel der Schabe *Periplaneta americana* L. und der Wanze *Nezara viridula* L. das TMV inaktiviert.

Einer besonderen Erwähnung bedarf die Feststellung von FREITAG (1956), daß das amerikanische Kürbismosaik im Blut seiner Vektoren, also bestimmter Blattkäfer, in infektiösem Zustand vorhanden ist und in den Käfern sogar überwintern kann. Demnach scheinen hier, wie schon festgestellt, u. U. engere Beziehungen zwischen Virus und Vektor vorzuliegen, die bis zu einem gewissen Grade an die Verhältnisse bei saugenden Insekten erinnern.

II. Spezieller Teil

(Eigene Untersuchungen)

A. Material und Methoden

Verschiedene Autoren wie GOSS (1928), MARKHAM & SMITH (1949) und WALTERS (1952) haben mit der Laubheuschrecke *Chortippus bicolor* und Feldheuschrecken der Gattung *Melanoplus* (*M. angustipennis, M. bivittatus, M. differentialis, M. femur-rubrum* und *M. plumbeus*) bei Übertragungsversuchen mit hochinfektiösen Pflanzenviren positive Ergeb-

nisse erzielt. Davon ausgehend lag es nahe, auch die Fähigkeiten mitteleuropäischer Heuschrecken zu überprüfen, zumal über die Leistungen von Beißinsekten und ihre Beziehungen zu Pflanzenviren in Europa nur wenige, in Deutschland erst ganz vereinzelte Untersuchungen durchgeführt worden sind.

Die eigenen Versuche mit Beißinsekten wurden in erster Linie mit der großen grünen Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* L. vorgenommen, nachdem sich herausgestellt hatte, daß sie hochinfektiöse Viren wie das Tabakmosaikvirus (TMV) gut übertragen kann (Schmutterer 1956). Gelegentlich wurden auch die nah verwandte Art *Tettigonia cantans*, der Warzenbeißer *Decticus verrucivorus* L. und die Raupe der Kohleule *Barathra brassicae* L. in die Untersuchungen einbezogen.

Bei *T. viridissima* handelt es sich um ein univoltines Insekt, das in der Kulturlandschaft sehr verbreitet ist und stellenweise häufig auftritt. Die Laubheuchrecke hält sich besonders gern auf gras- und krautreichen Plätzen auf und kann deshalb sehr oft in Kartoffel-, Rüben-, Mais- und Sonnenblumenfeldern angetroffen werden. Sie lebt zwar auch räuberisch, nimmt nach eigenen Beobachtungen aber vorzugsweise pflanzliche Substanz auf.

Abb. 1. Weibchen von *T. viridissima* beim Fraß an Samsuntabakpflanze

Die überwinterten Eier der Heuschrecke schlüpfen je nach Witterung im Laufe des Mai, die Häutung zur Imago erfolgt gewöhnlich im Juli. Die Begattung findet meist im August statt, die Eiablage noch im gleichen Monat oder im September. Ende September und im Oktober sterben die Heuschrecken ab.

Die Versuchstiere wurden im Laufe der Monate Juni bis September von Sammlern oder vom Verfasser im Freiland gefangen und anschließend in Gazekäfige ins Gewächshaus gebracht. Bis zum Abschluß der Entwicklung der Heuschrecken im Juli wurden männliche und weibliche Tiere etwa in gleicher Menge eingetragen; dieses Verhältnis verschob sich ab August stark zugunsten der Männchen, da diese wegen ihrer Lautäußerungen leichter gefunden und gefangen werden konnten. Der Fang selbst muß vorsichtig durchgeführt werden. Auffällige Geräusche sind zu vermeiden, da Gehör und Sehvermögen von *T. viridissima* sehr gut ausgebildet sind. Werden die Männchen beim Zirpen gestört, so stellen sie ihren Gesang für längere Zeit ein und können dann wegen ihrer schützenden grünen Farbe nur schwer entdeckt werden.

Die Haltung der grünen Laubheuschrecke in kleinen oder größeren Gazekäfigen bereitet keine nennenswerten Schwierigkeiten. Man kann Tiere, die als Larve oder Imago im Freiland gefangen wurden, über Wochen und Monate am Leben erhalten, wenn man sie mit einer nicht zu einseitigen vegetabilischen Kost (Gräser, Kräuter) ernährt. Es empfiehlt sich jedoch, den Heuschrecken ab und zu etwas Fleischnahrung in Form von Mehlwürmern, Raupen oder Kartoffelkäferlarven zu verschaffen, da sie sonst bei Mangel an tierischem Eiweiß zum Kannibalismus übergehen können. Man muß auch dafür sorgen, daß die Tiere stets Wasser zur Verfügung haben und öfters der Sonnenbestrahlung ausgesetzt werden, da sie ein ausgesprochenes Sonnenbedürfnis besitzen.

Es erwies sich für die Untersuchungen als sehr güntig, daß *T. viridissima* den für Virusversuche als Testpflanze geeigneten Samsuntabak als Nahrung gern annahm (Abb. 1). Es ist in diesem Zusammenhang vielleicht auch von Interesse, daß die Laubheuschrecke im Freiland schon als Tabakschädling aufgetreten ist (Kotte 1949). Dies gilt auch für *Decticus verrucivorus*. Nach eigenen Beobachtungen kann sie gelegentlich durch Fraß an milchreifen Weizenkörnern geringen Schaden hervorrufen.

Für Fang und Haltung von *Tettigonia cantans* und *Decticus verrucivorus* gilt im wesentlichen das gleiche wie bei *T. viridissima*. Da beide Arten in der näheren Umgebung von Gießen selten sind oder ganz fehlen, mußten die Versuchstiere von auswärtigen Sammlern bezogen werden.

Die Raupen der Kohleule *Barathra brassicae* L. wurden zum größten Teil aus Gelegen gezogen, die im Freiland an Kohl zu finden waren, teils wurden auch ältere Raupen während des Sommers im Freien an Wirsing- und Weißkohl gesammelt. Der Futterwechsel von Kohl zu Tabak bereitete bei den Kohleulenraupen keine Schwierigkeiten, da sie sich auch unter natürlichen Bedingungen an Tabak ohne weiteres entwickeln können. Die Haltung machte ebenfalls keine besondere Mühe.

Zu Beginn der Virusübertragungsversuche wurde jede Heuschrecke nur einmal zu einem Versuch herangezogen und anschließend wieder freigelassen. Als sich jedoch nach einiger Zeit herausstellte, daß *T. viridissima* das Tabakmosaikvirus und andere hochinfektiöse Viren nur kurzfristig übertragen kann, wurden die Tiere manchmal mehrere Wochen lang in Abständen von mindestens 48 Stunden zu den Versuchen verwendet. Auf diese Weise konnte viel Material eingespart werden. Ab und zu wurde an einer größeren Zahl von Heuschrecken durch Abreiben der Mundwerkzeuge oder durch Fraßteste an Testpflanzen geprüft, ob die gefangenen Tiere von draußen Viren mitbringen. Nur in einem einzigen Fall erkrankte eine mit Mundwerkzeugen abgeriebene Pflanze durch eine Infektion mit dem Kartoffel-x-Virus. Auf Grund dieser Ergebnisse konnte man die im Freiland gesammelten Tiere ohne größere Bedenken zu den Versuchen heranziehen.

Da Heuschrecken gegen unmittelbares Anfassen empfindlich sind, d. h. dann längere Zeit die Nahrung verweigern, mußten die zu den Übertragungsversuchen ausgewählten Tiere auf eine andere Art aus den Käfigen genommen werden. Man ging dabei folgendermaßen vor: Der Laubheuschrecke wurde zuerst im Käfig vorsichtig ein flaches Hölzchen unter den Körper geschoben. Hatte sie sich daraufgesetzt, so wurde es langsam aus dem Käfig genommen und das Versuchstier konnte dann den Rand oder die Mitte eines Blattes an einer dafür ausgewählten Pflanze befressen. Nach dem Fraß wurde die Heuschrecke wieder auf dem Hölzchen von der Pflanze in den Käfig zurückgebracht.

Sämtliche Übertragungsversuche wurden im Gewächshaus bei Temperaturen von 18 bis 25° C, selten bis 28° C durchgeführt. Die Präparation von inneren Organen sowie die Herstellung von Verdünnungsreihen erfolgte im Labor.

Die meisten Versuche, ob zur Virusübertragung oder Inaktivierung, erfolgten mit einem gewöhnlichen Grünstamm des Tabakmosaikvirus. Dieser hatte einen Verdünnungsendpunkt von 1 : 1 000 000. Außerdem kam ein aus Kartoffeln isolierter „Ringspot-Stamm" und ein „Mottle-Stamm" des Kartoffel-x-Virus zur Verwendung. Der „Ringspot-Stamm" hatte einen Verdünnungsendpunkt von 1 : 100 000, der „Mottle-Stamm" von 1 : 60 000. Schließlich wurde ein Rippenbräunestamm des Kartoffel-y-Virus (Verdünnungsendpunkt 1 : 80 000, das Mauche-Virus (Verdünungsendpunkt 1 : 60 000) und ein starker Stamm des Bukett-Virus (= Ringspot-Virus) (Verdünnungsendpunkt 1 : 30 000) zu den Versuchen herangezogen.

Als Testpflanzen für die Übertragungsversuche dienten in erster Linie der Samsuntabak *Nicotiana tabacum* var. *Samsun* (TMV, Kartoffel-x-Virus, Kartoffel-y-Virus, Mauche- und Bukettvirus), gelegentlich auch der Xanthitabak *Nicotiana tabacum* var. *xanthi* (TMV). Für eine Reihe von Fraßversuchen wurden auch Tomatenpflanzen verwendet (TMV). Bei den TMV-Inaktivierungsversuchen arbeiteten wir nahezu ausschließlich mit dem klebrigen Tabak *Nicotiana glutinosa,* selten mit *Datura stramonium.* Es wurde dabei stets die Halbblattmethode (s. Teil II) angewendet. Die Infektion der in steriler Erde angezogenen und in sterilisierte Töpfe gepflanzten Samsunpflanzen erfolge in der Regel im 5–6-Blattstadium, während es sich beim Xanthitabak um ältere Pflanzen mit großen Blättern handelte. Die Glutinosapflanzen hatten bei ihrem Gebrauch etwa das 8-Blattstadium erreicht. Bei dieser Tabakart wurde besonderer Wert auf schöne Pflanzen mit gleichmäßig großen Blättern gelegt. Durch eine gute Düngung konnte dies leicht erreicht werden.

B. Bau der Mundwerkzeuge und Fraßmodus bei den untersuchten Beißinsekten

Zum genauen Verständnis der Virus-Vektor-Beziehungen ist eine eingehende Beschreibung des Mundwerkzeugbaues und des Fraßmodus erforderlich. Wenn die beißend-kauenden Insekten auch in den Grundzügen übereinstimmende, ursprüngliche Mundwerkzeuge besitzen, so findet man doch von Gruppe zu Gruppe und von Art zu Art gewisse Unterschiede, die für die Virusübertragung von Bedeutung sein können. Auch die Größe der Mund-

teile, die Frequenz der Mandibelbewegungen und vor allem die Fraßgewohnheiten spielen u. U. eine nicht zu unterschätzende Rolle.

Die Mundwerkzeuge von *Tettigonia viridissima* gehören wie bei praktisch allen Geradflüglern zum beißend-kauenden Typus (Abb. 2). Auffällig sind besonders ihre großen, sehr stark sklerotisierten Mandibeln, die am dunkel gefärbten Innenrand mehrere Zähnchen besitzen. Die ersten Maxillen setzen sich aus den Grundgliedern Cardo und Stipes, großen mehrgliedrigen Tastern sowie einer Innen- und Außenlade zusammen. Die Außenlade stellt ein verhältnismäßig schmales, annähernd fingerförmiges Gebilde dar, das am Vorderende schräg abgestutzt und nur schwächer sklerotisiert ist. Sie wird auch als Galea bezeichnet. Die schmale, jedoch kräftige Innenlade (Lacinia) trägt an der Innenseite 3 längere, sehr spitze Zähnchen. Die Unterlippe, die die Mundwerkzeuge nach unten zu abschließt, besteht aus einem Mittelstück, das sich aus Mentum und Praementum zusammensetzt. Das Praementum ist beiderseits mit einem mehrgliedrigen Taster versehen und läuft nach vorne zu in die lappenartigen Glossen und die kleinen zäpfchenförmigen Paraglossen aus. Über den basalen Teilen der Unterlippe liegt der bräunliche, zungenartige Hypopharynx. Nach oben zu werden die Mundwerkzeuge durch eine lappenartige Fortsetzung der Clypeusregion des Kopfes, die Oberlippe, abgeschlossen. Sie stellt ein annähernd rundliches, flaches, ziemlich elastisches Gebilde dar und ist mit dem Clypeus beweglich verbunden.

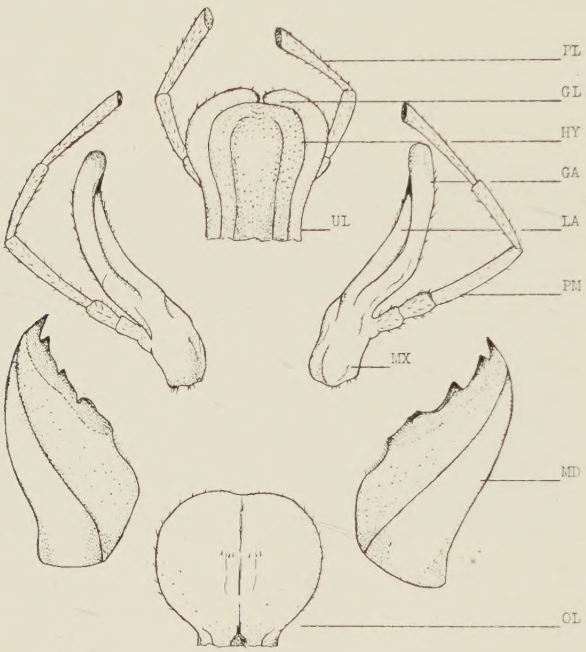


Abb. 2. Mundwerkzeuge von *T. viridissima*
OL = Oberlippe, MD = Mandibel, MX = Maxille, PM = Maxillartaster, LA = Lacinia, GA = Galea, UL = Unterlippe, HY = Hypopharynx, GL = Glossa, PL = Labialtaster

Die Mundgliedmaßen von *Tettigonia cantans* stimmen mit denen von *T. viridissima* praktisch vollständig überein. Auch die Mundwerkzeuge von *Decticus verrucivorus* weichen kaum ab, wenn man von den noch kräftigeren Mandibeln absieht, die diese vorwiegend räuberische Laubheuschrecke besitzt.

Wenn man eine hungrige grüne Laubheuschrecke auf ein Tabakblatt setzt, so versucht sie meist sofort, durch Auseinanderspreizen und anschließendes Zusammenklappen der Mandibeln in das Blatt einzuschneiden. Handelt es sich um ein sehr flaches Blatt, so mißlingt dieser Versuch oft mehrmals, ist es leicht oder stärker gewölbt, so genügt in der Regel schon ein einziger Biß, um

einen Einschnitt zu erzielen. Beim Einschneiden wird die Oberlippe meist etwas nach vorne abgespreizt, während der Lobus externus und internus der Maxillen die Mandibeln unterstützen, indem sie ebenfalls von außen nach innen bewegt werden und damit das Ergreifen des Blattmaterials erleichtern. Die Bewegungen der Maxillen und die der Mandibeln sind nicht synchron. Gelang der Einschnitt in das Blatt, so schneidet die Heuschrecke zunächst ein rundliches Loch heraus, wobei sie die Mandibeln und Maxillen mehrmals hin- und herbewegt. Dann unterbricht sie den Fraß für einige Sekunden, zerkleinert während dieser Zeit das aufgenommene Blattmaterial mit der Kaufläche der Mandibeln und führt es schließlich durch Einwärtsbewegungen der Maxillen in den Pharynx. Nach dieser Pause wird das Loch vergrößert, dann pausiert die Heuschrecke erneut usw.

Die Erweiterung des Fraßloches wird einmal auf der einen, einmal auf der anderen Seite vorgenommen. Dabei kann man keine strenge Gesetzmäßigkeit feststellen. Bei Abschluß des Fraßes zeigt sich gewöhnlich ein rundliches Loch von unterschiedlicher Größe, dessen Ränder ziemlich unregelmäßig erscheinen. Hungrige Heuschrecken können größere Blätter oder jüngere Pflanzen ganz oder fast vollständig fressen und auch ältere Tabakpflanzen so stark beschädigen, daß die Reste ihrer Blätter fetzenartig herunterhängen, da selbst stärkere Blattrippen mit verzehrt werden (Abb. 3).

Die Größe des während einer bestimmten Zeit gefressenen Loches hängt von der Temperatur, aber auch von der Stärke des Hungers der einzelnen Heuschrecken ab. Bei einem Versuch von 16 etwa gleichhungrigen Tieren bei 20° C hatten die im Zeitraum von 1 Minute gefressenen Löcher einen Durchmesser von durchschnittlich 0,6 cm.

Erfolgt der Fraß an Blatträndern, so wird abwechselnd an verschiedenen Stellen des angeschnittenen Blattrandes gefressen, ohne daß auch hierbei eine strenge Gesetzmäßigkeit zu beobachten wäre. Gewöhnlich fressen die Tiere die Blatt-Teile ab, die für sie am leichtesten zu erreichen sind.

Die Fraßgewohnheiten von *Tettigonia cantans* und *Decticus verrucivorus* stimmen mit denen von *T. viridissima* weitgehend überein, was bei der gleichartigen oder sehr ähnlichen Ausbildung der Mundwerkzeuge und der nahen Verwandtschaft dieser Laubheuschreckenarten nicht weiter verwundert.

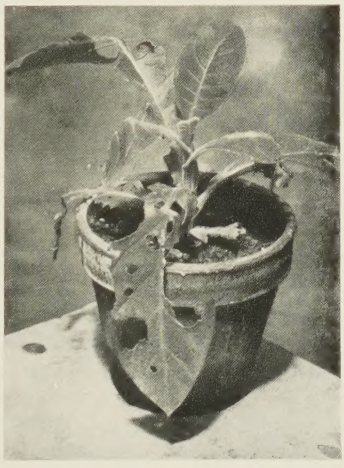


Abb. 3. Durch Fraß von *T. viridissima* beschädigte Tabakpflanze

Die Mundwerkzeuge der Raupe der Kohleule *Barathra brassicae* gliedern sich zwar auch in Oberlippe, Mandibeln, Maxille und Unterlippe, unterscheiden sich aber in verschiedener Hinsicht von den Mundteilen der Laubheuschrecken-Imagines. Die Oberlippe ist ein verhältnismäßig starres, sehr flaches Gebilde und hat in der Mitte eine leichte Einkerbung. Unter dem Labrum liegen die stark sklerotisierten, an der Innenseite gezähnelten Mandibeln. Die Maxillen sind ziemlich kleine, infolge geringer Sklerotisierung sehr elastische Gebilde. Sie tragen einen kleinen, zweigliedrigen Taster und einen höckerartigen Fortsatz. Dieser Fortsatz läuft mit 2 Spitzen aus, die der Innen- und Außenlade der

Maxillen entsprechen. Die unscheinbare Unterlippe hat die gleiche Elastizität wie die Maxillen und ist ebenfalls mit kurzen Tastern ausgestattet.

Beim Fraß der *Barathra brassicae*-Raupe fällt im Vergleich zu *Tettigonia viridissima* die außerordentlich rasche Mandibelbewegung auf. Außerdem werden von der Kohleulenraupe während der Nahrungsaufnahme praktisch keine „Kaupausen" eingeschaltet, vielmehr geht der Fraß nahezu ununterbrochen weiter, bis der Darm gefüllt und das Tier gesättigt ist. Beginnt der Fraß am Blattrand, so frißt die Raupe zunächst ein kleines, halbkreisförmiges Loch, das dann nach vorne zu durch streifenartiges Abfressen der Blattsubstanz rasch erweitert wird. Kann das Tier nach einer bestimmten Fraßzeit weiter vorne gelegenes Blattmaterial nicht mehr ohne Platzwechsel erreichen, so erweitert es das jetzt annähernd grubenförmige Fraßloch nach unten. Es frißt dabei entweder die Blattsubstanz wie bei Beginn des Fraßes von hinten nach vorne (und von oben nach unten) in kleinen Streifen ab oder sie frißt einen langen, schmalen Streifen von vorne nach hinten aus dem Blatt heraus. Im weiteren Verlauf der Fraßtätigkeit wechseln diese Fraßmöglichkeiten unregelmäßig miteinander ab.

C. Die Fähigkeiten der untersuchten Insekten bei der Virusübertragung

1. Versuche mit Tettigonia viridissima

a. Tabakmosaikvirus (TMV)

Nach den bisherigen Erfahrungen mit Beißinsekten war mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die Mundwerkzeuge der grünen Laubheuschrecke bei der Virusübertragung mit die wichtigste Rolle spielen würden. Trotzdem erschien es wichtig, zunächst einmal auch andere Körperteile wie die Beine auf ihre Fähigkeiten zur Virusübertragung zu überprüfen. Die Extremitäten kommen beim Laufen oder Klettern in engen Kontakt mit den kranken Pflanzen. Es wäre durchaus denkbar, daß bei hochinfektiösen, in der kranken Pflanze in hoher Konzentration vorhandenen Viren diese beispielsweise durch Umbrechen von Haarzellen an die Beine geraten und von dort wieder beim Laufen auf gesunde Pflanzen übertragen werden.

Bei einem ersten Versuch ging ich so vor: 30 Einzeltiere von *T. viridissima,* die noch nie mit TM-kranken Pflanzen in Berührung gekommen waren, wurden zunächst auf eine kranke und anschließend gesunde Samsuntabakpflanze gesetzt. Auf der kranken und gesunden Pflanze kletterten sie jeweils 1 Minute lang auf Blättern und Stengeln herum. Um einen Fraß der Tiere zu verhindern und ein festeres Auftreten sowie Ankrallen zu erzielen, wurden die Heuschrecken dabei absichtlich etwas beunruhigt. Nach Ablauf der Inkubationszeit konnte jedoch keine einzige kranke Tabakpflanze festgestellt werden.

Bei einem weiteren Versuch liefen 20 grüne Laubheuschrecken zunächst 1 Minute lang auf TM-kranken Pflanzen herum und wurden anschließend abgetötet. Die Beine der getöteten Tiere wurden dann abgeschnitten und einzeln je 30 Sekunden lang auf Xanthitabak, der auf TMV-Infektionen mit Lokalläsionen reagiert, abgerieben. Jeder Beintest erfolgte auf einem besonderen Blatt. Nach wenigen Tagen zeigte sich an 3 Blättern, die mit Vorderbeinen abgerieben waren, je 1 Lokalläsion. Daraus geht hervor, daß an

den Beinen von Heuschrecken, die auf TM-kranken Pflanzen herumgeklettert sind, das Virus in geringer Konzentration vorhanden sein kann. Die Erscheinung, daß nur die Vorderbeine Lokalläsionen erzeugten, läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß diese von allen Beinpaaren den engsten Kontakt mit der Pflanze bekommen. Die Tiere ziehen beispielsweise beim Aufwärtsklettern den Körper vor allem mit Hilfe des sich am stärksten ankrallenden 1. Beinpaares nach oben.

Ein dritter Versuch erfolgte wieder an Samsuntabakpflanzen. 10 Einzeltiere von *T. viridissima* liefen zunächst 1 Minute auf einer TM-kranken Pflanze herum. Danach wurden die Tiere getötet, ihre Beine abgeschnitten und in Krallen, Tarsen und Tibien geteilt. Jeden der einzelnen Teile rieb ich 30 Sekunden lang auf einer besonderen Samsunpflanze ab. Auf eine Abreibung der Tibien wurde deshalb ebenfalls Wert gelegt, weil beim Laufen nicht nur Krallen und Tarsen, sondern manchmal auch die am unteren Ende der Tibien befindlichen dornartigen Fortsätze mit der Pflanze in Berührung kommen. Nach Verstreichung der Inkubationszeit zeigten 8 der insgesamt 180 Pflanzen TMV-Symptome. Auf einer von diesen waren die Krallen, auf einer weiteren die Fußglieder eines Vorderbeines getestet worden. Auf zwei anderen waren die Fußglieder, auf einer die Tibia eines Mittelbeines abgerieben worden. Eine Pflanze war mit den Krallen eines Hinterbeines, die zwei restlichen mit Fußgliedern von Hinterbeinen infiziert worden.

Wenn man aus den Versuchen zur Klärung der Bedeutung der Heuschreckenbeine bei der TMV-Übertragung eine Schlußfolgerung zieht, so kann man sagen: Die Beine spielen in dem geschilderten Zusammenhang keine wichtige Rolle, selbst wenn sie nach dem Laufen auf kranken Pflanzen mit etwas Virus behaftet werden. Der TMV-Übertragung durch die Mundwerkzeuge kommt also auch bei der grünen Laubheuschrecke die größte Bedeutung zu.

Bevor die Fraßversuche in größerem Umfange beginnen konnten, waren noch verschiedene Fragen von grundsätzlicher Bedeutung zu klären. Sie lauteten: Welchen Einfluß hat die Temperatur auf die Übertragung und wie wirkt sich das Alter der an kranken und gesunden Tabakpflanzen befressenen Blätter auf den Infektionserfolg aus.

Zur ersten Frage wurde ein Versuch durchgeführt, bei dem je 20 Einzeltiere von *Tettigonia viridissima* an dem gleichen Blatt einer kranken Pflanze bei 16–18° C, 20–22° C und 25–28° C fraßen. Die Fraßzeit an der kranken und gesunden Samsunpflanze belief sich auf je 1 Minute. Nach 14 Tagen erwiesen sich unter den bei 16–18° C befressenen 20 Pflanzen 7, unter den bei 20–22° C befressenen 8 und unter den bei 25 28° C befressenen ebenfalls 8 als viruskrank. Ein nennenswerter Einfluß der Temperatur auf die Infektionsrate konnte bei diesem Versuch also nicht festgestellt werden. Er war auch in weiteren Versuchen nicht nachweisbar.

Um die Bedeutung des Alters der an der kranken Pflanze befressenen Blätter für das Gelingen der Infektion von gesunden Pflanzen festzustellen, wurden 3 verschiedene Versuche durchgeführt. Beim ersten Versuch fraßen 20 Einzeltiere je 1 Minute lang an ganz jungen Blättern einer tabakmosaikkranken Pflanze, 20 weitere an Blättern mittleren Alters. Nach 16 Tagen waren von den 20 Samsunpflanzen, die die Heuschrecken nach einem Fraß an ganz jungen virushaltigen Blättern befressen hatten, 5 erkrankt. Von den restlichen 20 Pflanzen, die nach einem Fraß an älteren kranken Blättern be-

fressen worden waren, zeigten 12 eine Infektion. Demnach scheint eine deutliche Abhängigkeit zwischen dem Alter der an der kranken Pflanze befressenen Blätter und der Infektionsrate zu bestehen.

Bei einem weiteren Versuch ging ich von einer TM-kranken Samsunpflanze aus, bei der 9 Blätter gut ausgebildet waren und sich das jüngste erst in der Entwicklung befand. An jedem dieser Blätter fraßen je 20 Laubheuschrecken 1 Minute; anschließend konnten je 2 von diesen Tieren an einem Blatt mittleren Alters von einer gesunden Tabakpflanze Nahrung aufnehmen. Das genaue Ergebnis dieses Versuches ist der Abb. 5 zu entnehmen. Man kann daraus schließen, daß bei einem Fraß an den jüngsten und den ältesten Blättern einer TM-kranken Pflanze weniger gesunde Pflanzen infiziert werden als nach einer Nahrungsaufnahme an Blättern mittleren Alters.

Abb. 4. Durch Fraß der grünen Laubheuschrecke mit TMV infizierte Tabakpflanze (Fraßstelle auf dem vorderen Blatt deutlich sichtbar)

Bei einem dritten Versuch, bei dem eine kranke Pflanze mit 8 Blättern verwendet wurde, fraßen ebenfalls immer 20 Tiere an einem kranken Blatt, jedoch wurde anschließend nur je 1 Heuschrecke die Nahrungsaufnahme an einer gesunden Samsunpflanze gestattet. Die Fraßzeit an der kranken und den gesunden Pflanzen belief sich wieder auf je 1 Minute. Das genaue Ergebnis dieses Versuches ist in Abb. 6 wiedergegeben und deckt sich im wesentlichen mit dem des zuletzt besprochenen; es wurden also nach einem Fraß an den jüngsten und ältesten Blättern der kranken Pflanze im Durchschnitt weniger Samsunpflanzen infiziert als nach einem Faß an virushaltigen Blättern mittleren Alters.

Es war auch wichtig, den Einfluß des Alters der an den gesunden Pflanzen befressenen Blätter auf die Infektionsrate kennenzulernen. Zu diesem Zweck ließ ich 2mal 20 Heuschrecken 1 Minute an einem Blatt mittleren Alters von einer viruskranken Pflanze fressen. Anschließend konnten 20 von diesen Tieren 1 Minute lang die Herzblätter, die restlichen 20 ein altes Blatt von Samsunpflanzen befressen. Nach Ablauf der Inkubationszeit waren von den Pflanzen, deren Herzblätter befressen worden waren, 7 erkrankt. Unter den 20 Pflanzen, an denen ein altes Blatt befressen worden war, erwiesen sich nur 2 als infiziert. Der gleiche Versuch wurde zu einem späteren Zeit-

punkt noch einmal durchgeführt und brachte ein ähnliches Ergebnis. Von den an den jüngsten Blättern befressenen Pflanzen erkrankten 11, von den an einem alten Blatt befressenen 5.

Es besteht nach den Ergebnissen der zuletzt besprochenen Versuche also auch eine deutliche Abhängigkeit des Infektionserfolges vom Alter der an der gesunden Pflanze befressenen Blätter. Dieser Tatsache mußte bei den im folgenden geschilderten Versuchen Rechnung getragen werden. Es wurde dafür gesorgt, daß die Heuschrecken an den zu infizierenden gesunden Pflanzen nur Blätter mittleren Alters befressen konnten. Da auch das Alter der an den kranken Pflanzen befressenen Blätter einen Einfluß auf die Infektionsrate ausübt, wurde den Tieren auch an diesen nur eine Nahrungsaufnahme an Blättern mittleren Alters gestattet.

Abb. 5
(Erklärung im Text)

Schließlich untersuchte ich auch noch, ob durch ein Begießen von soeben befressenen Samsunpflanzen ein Einfluß auf den Übertragungserfolg ausgeübt wird. Nach Erfahrungen bei der Verimpfung virushältiger Preßsäfte auf bestimmte Testpflanzen wie *Nicotiana glutinosa* kann ein Abspritzen nach der Abreibung des virösen Materials den Infektionserfolg wesentlich steigern. Von 40 Pflanzen, die eine Minute lang befressen worden waren, wurden 20 sofort nach Beendigung des Fraßes mit gewöhnlichem Leitungswasser übersprüht. Die Heuschrecken hatten vor dem Fraß an der gesunden Pflanze an einer TMV-kranken ebenfalls 1 Minute gefressen. Von den 20 überbrausten Pflanzen erkrankten 9, von den nicht begossenen 6. Ein gleicher Versuch, der zu einem späteren Zeitpunkt vorgenommen wurde, brachte ein fast vollständig gleiches Ergebnis. Ein Überbrausen der Pflanzen nach dem Fraß der Heuschrecken kann folglich das Versuchsergebnis auch etwas beeinflussen. Aus diesem Grunde wurden die befressenen Pflanzen bei den folgenden Übertragungsversuchen grundsätzlich einige Stunden nicht gegossen.

Abb. 6
(Erklärung im Text)

Nach der Klärung der grundsätzlichen Fragen wurden die Fähigkeiten der grünen Laubheuschrecke bei der TMV-Übertragung anhand vieler Fraßversuche ermittelt. Zunächst sollte festgestellt werden, ob die Länge der Fraßzeit für den Infektionserfolg von Bedeutung ist. Ich ließ zu diesem Zweck

Einzeltiere von *T. viridissima* die gleiche Zeit an einer kranken und anschließend gesunden Samsunpflanze fressen. Jede Versuchsreihe setzte sich aus 20 Versuchen zusammen. Bei der 1. Reihe bissen 20 Versuchstiere nur einmal in ein krankes und anschließend gesundes Blatt, bei der 2. belief sich die Fraßzeit auf 1 Sekunde, bei der 3. auf 5 Sekunden, bei der 4. auf 15 Sekunden, bei der 5. auf 30 Sekunden, bei der 6. auf 1 Minute, bei der 7. auf 2, bei der 8. auf 3, bei der 9. auf 4 und bei der 10. auf 5 Minuten. Das Versuchsergebnis war wie folgt: Bei einem Biß in ein krankes und anschließend gesundes Blatt erkrankten von 20 Pflanzen 4, bei 1 Sekunde Fraß 3, bei 5 Sekunden 6, bei 15 Sekunden 8, bei 30 Sekunden 9, bei 1 Minute 10, bei 2 Minuten 6, bei 3 Minuten 7, bei 4 Minuten 8 und bei 5 Minuten 9 Tabakpflanzen. Man kann also bis zu einer Fraßzeit von 1 Minute ein nahezu kontinuierliches Ansteigen der Infektionsrate feststellen. Bei 2 Minuten Fraß geht die Zahl der infizierten Pflanzen zurück, um dann bei den noch längeren Fraßzeiten von 3–5 Minuten wieder langsam anzusteigen. Nach diesen Ergebnissen kann ganz allgemein gesagt werden, daß bei Fraßzeiten von 15 Sekunden und länger in der Regel mehr Pflanzen mit dem TMV angesteckt werden, als bei solchen, die darunter liegen.

Dieses Ergebnis wurde durch einen weiteren Versuch, bei dem die Heuschrecken nicht an Samsuntabak, sondern an Tomaten fraßen, im großen und ganzen bestätigt. Jede Versuchsreihe bestand hierbei aus 10 Tomatenpflanzen. Nach einem Biß in ein krankes und anschließend gesundes Tomatenblatt erkrankten 0, bei 1 Sekunde Fraß 1, bei 5 Sekunden 2, bei 15 Sekunden 2, bei 30 Sekunden 1, bei 1 Minute 3, bei 2 Minuten 1 und bei 5 Minuten 3 Pflanzen. Aus diesem Versuch geht außerdem hervor, daß von Tomatenpflanzen bei Fraßversuchen im Durchschnitt weniger erkranken als bei Verwendung von Samsuntabakpflanzen.

Es war nun auch wichtig, neben den Versuchen mit gleichen Fraßzeiten an kranken und gesunden Pflanzen, solche mit ungleichen Zeiten durchzuführen. Auf diese Weise war u. U. zu klären, ob die Länge der Fraßzeit an Krank oder Gesund wichtiger für den Infektionserfolg ist. Ich ließ zu diesem Zweck 20 Heuschrecken 1 Sekunde an kranken und anschließend 5 Minuten an gesunden Samsunpflanzen fressen, 20 andere fraßen 5 Sekunden an Krank und 5 Minuten an Gesund, 20 weitere 15 Sekunden und 5 Minuten. Bei diesen drei Reihen waren die Fraßzeiten an Krank also kurz und lang an Gesund. Bei den beiden letzten Serien erkrankten von je 20 Pflanzen nur eine, bei der ersten 5. Umgekehrt ließ ich 20 Versuchstiere 5 Minuten an kranken und 1 Sekunde an gesunden, 20 ebenfalls 5 Minuten an kranken und 5 Sekunden an gesunden Pflanzen, 20 weitere 5 Minuten an Krank und 15 Sekunden an Gesund fressen. In der ersten Reihe erkrankten 8, in der 2. 6 und in der 3. 4 Tabakpflanzen. Zieht man aus diesen Ergebnissen einen Schluß, so kann man feststellen, daß vor allem die Fraßzeit an den kranken Pflanzen auf die Infektionsrate einwirkt, während die an den gesunden offenbar eine viel geringere Rolle spielt.

Ähnliche Ergebnisse lieferten zwei Serienversuche, bei denen jede Heuschrecke 7mal abwechselnd eine kranke und gesunde Pflanze befressen mußte. Beim 1. Versuch umfaßte die Fraßzeit an der kranken Pflanze stets 15 Sekunden, während die an der gesunden allmählich von 1 Sekunde bis zu 5 Minuten gesteigert wurde. Beim 2. Versuch war es gerade umgekehrt: Die Fraßzeit an der kranken Pflanze wurde von 1 Sekunde bis zu 5 Minuten gesteigert, an den gesunden war sie konstant 15 Sekunden. Bei jedem der bei-

den Versuche wurden 5 verschiedene Tiere verwendet, die also je 7mal an Krank und 7mal an Gesund zu fressen hatten. Während beim 1. Versuch die erkrankten Pflanzen unabhängig von der Fraßzeit an gesundem Samsun ziemlich wahllos über die Reihen verteilt waren (s. u.) war bei dem 2. eine leichte Zunahme der Infektionen bei längeren Fraßzeiten an der kranken Pflanze festzustellen. Bei einer Fraßzeit von 1 Sekunde an Krank und 15 Sekunden an Gesund erkrankte in keiner Reihe eine Pflanze[2].

Ergebnisse von Serienversuchen mit je 5 Tieren bei gleichlangen Fraßzeiten an Krank bzw. Gesund und zunehmenden an Gesund bzw. Krank

Krank/Gesund	Tier I	II	III	IV	V	Krank/Gesund	Tier I	II	III	IV	V
15 Sek. / 1 Sek.	—	—	—	+	+	1 Sek. / 15 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek. / 5 Sek.	—	—	+	—	+	5 Sek. / 15 Sek.	—	—	—	—	.
15 Sek. / 15 Sek.	—	—	—	—	+	15 Sek. / 15 Sek.	+	—	—	—	—
15 Sek. / 30 Sek.	—	—	+	—	—	30 Sek. / 15 Sek.	+	+	—	—	—
15 Sek. / 1 Min.	+	+	+	+	—	1 Min. / 15 Sek.	—	+	—	—	—
15 Sek. / 2 Min.	—	—	—	—	—	2 Min. / 15 Sek.	—	—	—	—	+
15 Sek. / 5 Min.	—	—	+	—	—	5 Min. / 15 Sek.	+	—	+	+	—

Ergebnisse der Serienversuche mit abwechselndem, gleichlangen Fraß an Krank und Gesund

Tier	1 Sek. / 1 Sek. I	II	III	IV	V	5 Sek. / 5 Sek. I	II	III	IV	V	15 Sek. / 15 Sek. I	II	III	IV	V
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
	+	-	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
	—	-	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
	-	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	—	+
	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—
	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—

Tier	30 Sek. / 30 Sek. I	II	III	IV	V	1 Min. / 1 Min. I	II	III	IV	V
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—
	—	+	—	+	+	—	+	—	+	—
	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
	—	—	—	+	+					
	—	+	—	—	+					
	—	—	—	—	+					
	—	—	—	—	—					
	—	+	—	—	—					

Es wurden aber nicht nur Serienversuche mit ungleichen Fraßzeiten an kranken und gesunden Pflanzen durchgeführt, sondern auch solche mit gleichen Zeiten. Jedes Tier hatte hierbei entweder 10mal abwechselnd eine

[2] In den folgenden Darstellungen werden erkrankte Pflanzen stets mit einem +-, gesunde mit einem —-Zeichen bezeichnet.

kranke und gesunde oder nur einmal eine kranke und dann fortlaufend 10 gesunde Pflanzen gleichlang zu befressen. Die Fraßzeiten waren 1 Sekunde, 5, 15, 30 Sekunden und 1 Minute. Bei der Fraßzeit von 1 Minute wurden die Serien nur bis zur 5. Pflanze durchgeführt, da die Heuschrecken meist nicht länger als 10 Minuten Nahrung aufnahmen.

Bei den Ergebnissen dieser Serienversuche fällt auf, daß unter den letzten 5 Pflanzen der meisten Reihen mehr erkrankten als unter den ersten. Diese Erscheinung dürfte kaum zufällig zustandegekommen sein.

Ergebnisse der Serienversuche mit einmaligem Fraß an Krank und fortlaufendem an Gesund (10 ×)

Tier	1 Sek. / 1 Sek. I	II	III	IV	V	5 Sek. / 5 Sek. I	II	III	IV	V	15 Sek. / 15 Sek. I	II	III	IV	V
	+	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—

Tier	30 Sek. / 30 Sek. I	II	III	IV	V	1 Min. / 1 Min. I	II	III	IV	V
	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+
	—	—	—	—	—					
	—	—	—	—	—					
	—	—	—	—	—					
	—	—	—	—	—					
	—	—	—	—	—					

Aus den Ergebnissen der Serienversuche, bei denen jede Heuschrecke nur einmal zu Beginn jeder Reihe an einer kranken Pflanze fraß, geht deutlich hervor, daß die meisten Infektionen unter den ersten 4 Pflanzen jeder Serie zustandekommen. Das sind also die ersten Pflanzen, die von den Heuschrekken nach dem Fraß an Krank befressen werden. Bei den folgenden Pflanzen werden die Infektionen immer seltener; unter den letzten aller Serien kommen nur noch ganz vereinzelte infizierte vor.

Es wurden auch 5 Serienversuche durchgeführt, bei denen die Versuchstiere am Anfang jeder Reihe zunächst an Krank, dann fortlaufend 5mal an Gesund fraßen. Nach dem Fraß an der 5. gesunden Pflanze erfolgte erneut ein Fraß an Krank, dann wieder ein fortlaufender an 5 gesunden Samsunpflanzen. Das Ergebnis dieses Versuches zeigte, daß die Heuschrecken besonders nach dem 2. Fraß an der kranken Pflanze zur Virusübertragung fähig waren.

Besonderes Interesse galt der Frage, wie lange *T. viridissima* zur Übertragung des TMV nach einem einmaligen Fraß an einer kranken Pflanze

fähig ist. Zur Klärung dieses Problems wurden zwischen Fraßzeiten von je 1 Minute an kranken und gesunden Pflanzen Pausenzeiten von unterschiedlicher Länge eingeschaltet. Wie bei den Versuchen ohne Pause bestand der ganze Versuchskomplex aus Gruppen von je 20 Pflanzen, d. h. zu jeder der verschiedenen Pausenzeiten wurden 20 Einzelversuche durchgeführt. Die Pausenzeiten beliefen sich auf 15 Sekunden, 30 Sekunden, 1 Minute, 2, 5, 10, 20, 30 Minuten, 1 Stunde, 2, 4, 8, 12, 24 und 48 Stunden.

Das Ergebnis dieser Versuche zeigte, daß die Übertragungsfähigkeiten der grünen Laubheuschrecke in der 1. Minute nach dem Fraß an einer kranken Pflanze nicht sehr stark nachlassen (nach 15 Sekunden Pause 5, nach 30 Sekunden 6, nach 1 Minute 5 erkrankte Pflanzen), nach 2–5 Minuten Pause aber schon deutlich zurückgehen (nach 2 und 5 Minuten Pause je 2 erkrankte Pflanzen). Ein weiterer Rückgang tritt nach 10 und 20 Minuten Pause ein (je 1 kranke Pflanze). Nach einer Fraßpause von 1 Stunde erkrankte von 20 Pflanzen nur noch eine, ebenso bei 8 Stunden Pause. Bei 2, 4, 12, 24 und 48 Stunden Pause kamen keine Infektionen zustande.

Ganz selten kommt es auch mehrere Tage nach einem Fraß an kranken Pflanzen noch zu Virusübertragungen, wie ein Serienversuch mit 5 Tieren zeigte. Die Versuchstiere hatten nach einer Nahrungsaufnahme von 1 Minute an Krank die Möglichkeit, in Abständen von 24 Stunden eine gesunde Pflanze 1 Minute lang zu befressen. Der Versuch wurde bis zum 10. Tag durchgeführt. Lediglich in 1 Reihe erkrankte eine Pflanze, die am 8. Tag nach dem Fraß an Krank befressen worden war. Bei 5 weiteren Serien, bei denen die Pausenzeiten von anfänglich 3 Stunden über 6, 18, 21, 24 und 27 allmählich immer höher bis zu 35 Stunden gesteigert wurden, erkrankte keine Pflanze.

Es wurden auch noch einige weitere Serienversuche mit kürzeren Pausenzeiten durchgeführt. Bei diesen Versuchen hatten die Heuschrecken 30 Sekunden oder eine Minute an Krank gefressen und nahmen nach immer längerer Pause ebenfalls 30 Sekunden oder 1 Minute an gesunden Pflanzen Nahrung auf. Auch aus diesen Serienversuchen ging hervor, daß nach 2, 5 oder 10 Minuten Pause noch Infektionen möglich sind, bei längeren Pausenzeiten jedoch kaum.

Schließlich habe ich noch einzelne Reihenversuche durchgeführt, bei denen zwischen einen einmaligen Fraß von 5 Sekunden an Krank und einen daran anschließenden gleichlangen an 10 gesunden Pflanzen Pausen von 2, 5 oder 10 Minuten eingeschaltet wurden. Während in der Reihe mit 2 Minuten Pause nur die 1. Pflanze erkrankte, blieben in den Reihen mit 5 und 10 Minuten Pause alle Pflanzen gesund.

Nach den Ergebnissen aller bisherigen TMV-Übertragungsversuche stand die ausschlaggebende Bedeutung der Mundwerkzeuge für die Übertragung fest. Es war nun von Interesse, in welchem Maße die einzelnen Teile der Mundwerkzeuge bei der Virusübertragung beteiligt sind. Gleichzeitig war zu untersuchen, ob sich die Ergebnisse der Pausenversuche auch durch Abreiben der einzelnen Mundwerkzeugteile auf Testpflanzen bestätigen lassen.

Zehn Heuschrecken, die 1 Minute lang an einer viruskranken Pflanze gefressen hatten und vorher noch nie mit virösem Pflanzenmaterial in Berührung gekommen waren, wurden nach dem Fraß dekapitiert. Dann wurden mit einem Augenscherchen die Mundwerkzeuge vom Kopf getrennt und sofort mit einer Pinzette auf Samsunpflanzen getestet. Die Oberlippe, die Mandibeln, die Maxillen und die Unterlippe wurden auf je einer Pflanze 30 Sekun-

den lang abgerieben. Nach Ablauf der Inkubationszeit hatten die Oberlippen 6, die Mandibeln 6, die Maxillen 4 und die Unterlippen ebenfalls 4 Infektionen erzielt.

Ergebnis einer sofort nach dem Fraß an Krank vorgenommenen Abreibung verschiedener Teile der Mundwerkzeuge

Tier	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Oberl.	—	+	—	+	—	—	+	+	+	+
Mand.	+	+	+	+	—	+	—	+	—	—
Max.	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+
Unterl.	—	—	—	+	—	+	—	+	+	—

Eine Wiederholung dieses Versuches mit 10 weiteren Tieren ergab ein sehr ähnliches Resultat. Die Oberlippen erzielten 6, die Mandibeln 5, die Maxillen 2 und die Unterlippen 4 Infektionen (s. u.). Demnach befindet sich sofort nach einem Fraß an kranken Pflanzen an den Oberlippen und Mandibeln das meiste Virus, weniger an den Unterlippen, am wenigsten an den Maxillen.

Tier	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Oberl.	—	+	—	—	+	+	+	—	+	—
Mand.	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+
Max.	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
Unterl.	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+

Der gleiche Versuch wurde mit den Mundwerkzeugen von 30 Heuschrekken an dem auf TMV-Infektionen mit Lokalläsionen reagierenden Xanthitabak durchgeführt. Dabei konnten mit Oberlippen 9, mit Mandibeln 2, mit Maxillen 4 und mit Unterlippen 3 Lokalläsionen erzielt werden.

Ergebnis der Abreibung von Mundwerkzeugteilen auf Xanthitabak sofort nach einem Fraß an Krank

Tier
1 : 1 Läs. (Oberl.)
2 : 2 Läs. (Max.)
3 : 1 Läs. (Mand.), 1 Läs. (Oberl.)
4 : –
5 : –
6 : –
7 : 1 Läs. (Unterl.), 4 Läs. (Oberl.)
8 : –
9 : –
10 : –
11 : –
12 : –
13 : –
14 : 1 Läs. (Mand.), 1 Läs. (Max.)
15 : –
16 : –
17 : 1 Läs. (Oberl.)
18 : 1 Läs. (Unterl.)
19 : –
20 : 1 Läs. (Oberl.)
21 : –
22 : –
23 : –
24 : –
25 : –
26 : 1 Läs. (Oberl.)
27 : –
28 : –
29 : 1 Läs. (Max.), 1 Läs. (Unterl.)
30 : –

Beim nächsten Versuch wurden die Mundwerkzeuge von 10 Heuschrekken 5 Minuten nach dem Fraß an der kranken Pflanze abgeschnitten und auf Samsuntabak getestet. Dabei kamen schon bedeutend weniger Infektionen zustande als bei den Versuchen, bei denen die Mundteile sofort nach der

Nahrungsaufnahme an Krank abgerieben wurden. Mit den Oberlippen wurden 2, mit den Mandibeln 4, den Maxillen 0 und den Unterlippen 1 Pflanze zum Erkranken gebracht.

Ergebnis der Abreibung von Mundwerkzeugen von 10 Heuschrecken 5 Minuten nach dem Fraß an Krank

Tier	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Oberl.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
Mand.	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—
Max.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Unterl.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—

Den gleichen Versuch wiederholte ich bei 30 Minuten, 1 Stunde und 2 Stunden Pause. Bei 30 Minuten Pause erzielten die Oberlippen 3, die Mandibeln 4 und alle anderen Mundteile keine Infektionen. Bei 1 und 2 Stunden Pause kam keine Virusübertragung zustande. Demnach ist also auch durch Teste mit Mundwerkzeugen bestätigt, daß 1 Stunde nach dem Fraß an einer kranken Pflanze an den Mundteilen praktisch kein aktives Virus mehr vorhanden ist und deshalb die Übertragungsfähigkeit der Heuschrecken aufhört.

Es wurden außerdem Versuche angestellt, die den Einfluß des Fehlens bestimmter Mundwerkzeugteile auf die Infektionsrate klären sollten. Den Versuchstieren waren die betreffenden Teile einige Zeit vor dem Fraß an der kranken Pflanze abgeschnitten worden. Bei einem Fraß ohne Oberlippe erkrankten von 20 Pflanzen 16, bei Fehlen der Laciniae der Maxillen 11, bei Nichtvorhandensein der Galeae der Maxillen 12, bei Abwesenheit der Glossen und Paraglossen 6, bei abgeschnittenen Maxillartastern und Labialtastern 10. Wenn der vordere, zungenartige Teil des Hypopharynx abgeschnitten war, so erkrankten 14 von 20 Samsunpflanzen.

Bei näherer Betrachtung der Ergebnisse der Übertragungsversuche mit Tieren ohne vollständige Mundwerkzeuge fällt auf, daß besonders bei Fehlen der Oberlippe und des vorderen Teiles des Hypopharynx auffallend viele Pflanzen erkrankten. Bei fehlenden Tastern ist keine wesentliche Erhöhung der Infektionsrate zu beobachten, bei Fehlen von Teilen der Maxillen steigt sie nur wenig über den normalen Wert.

Während alle bisher beschriebenen Versuche mit Imagines der grünen Laubheuschrecke erfolgten, wurden auch einige mit Larven des drittletzten, vorletzten und letzten Stadiums durchgeführt. Bei diesen Versuchen handelte es sich im wesentlichen um Einzelversuche mit gleichen Fraßzeiten an Krank und Gesund ohne zwischengeschaltete Pausen und außerdem um Serienversuche, bei denen die Tiere entweder abwechselnd 10mal gleichlang an Krank und Gesund oder nur einmal an Krank und dann fortlaufend an 10 gesunden Pflanzen fraßen.

Bei den Einzelversuchen mit dem drittletzten Larvenstadium erkrankten bei 1 Sekunde Fraß an Krank und Gesund 1, bei 5 Sekunden 0, bei 15 Sekunden 1 und bei 30 Sekunden 0 von je 20 Versuchspflanzen. Bei gleichartigen Versuchen mit dem vorletzten Stadium wurden bei 1 Sekunde Fraß 0, bei 5 Sekunden 3, bei 15 Sekunden 5, bei 30 Sekunden 4 und bei 1 Minute 2 von 20 Pflanzen infiziert. Die Ergebnisse der Serienversuche mit dem vorletzten

Larvenstadium zeigt die folgende Übersicht. Bei den Einzelversuchen mit dem letzten Larvenstadium erwiesen sich bei einem Biß in Krank und Gesund 3, bei 1 Sekunde Fraß 7, bei 5 und 15 Sekunden je 6, bei 30 Sekunden 2, bei 1 Minute 4 und bei 2 Minuten 6 von je 20 Pflanzen als erkrankt.

Ergebnisse der Serienversuche mit vorletztem Larvenstadium

a. 10 × abwechselnder Fraß an Krank und Gesund						b. Einmaliger Fraß an Krank und 10maliger an Gesund					
5 Sek. / 5 Sek. Tier	I	II	III	IV	V	5 Sek. / 5 Sek. Tier	I	II	III	IV	V
	—	—	+	—	—		+	—	—	—	—
	—	—	—	—	—		—	—	—	—	+
	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—		+	—	—	—	—
	+	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	—	—	+	—	—		—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—		—	—	+	—	—
	—	+	+	—	—		—	—	—	—	—
	—	—	—	—	+		—	—	—	—	—
	—	+	—	—	—		—	—	—	—	—

Aus den Versuchen mit Larven geht hervor, daß die Fähigkeiten zur TMV-Übertragung vom drittletzten zum letzten Larvenstadium allmählich zunehmen. Während die drittletzte Larve bei Fraßzeiten von 1–30 Sekunden nur ganz selten Pflanzen infiziert, bringt die vorletzte Larve schon wesentlich mehr Übertragungen zustande. Sie infiziert bei Fraßzeiten von 1 und 5 Sekunden weniger Pflanzen als bei solchen von 15 und 30 Sekunden. In den Serien mit fortlaufendem Fraß an Krank und Gesund waren die infizierten Pflanzen wie bei den entsprechenden Versuchen mit Imagines unregelmäßig über die Reihen verstreut und häuften sich unter den letzten 5 von jeder Serie. Bei den Serien mit einmaligem Fraß an Krank und fortlaufendem an Gesund erkrankten auch bei der vorletzten Larve vor allem die ersten Pflanzen, also die zuerst nach dem Fraß an Krank befressenen. Die vorletzte Larve übertrug bei 1 Sekunde, 5 Sekunden und 15 Sekunden Fraß schon sehr gut, etwas schlechter bei 30 Sekunden und 1 Minute, dann bei 2 Minuten wieder etwas besser. Die Übertragungsfähigkeiten des letzten Larvenstadiums weichen nur wenig von denen der Imago ab.

b. Kartoffel-x-Virus

Mit dem Kartoffel-x-Virus („Ringspot-Stamm") wurden nur einige Einzelversuche mit gleichen Fraßzeiten an Krank und Gesund sowie Serienversuche mit abwechselndem Fraß an kranken und gesunden Samsunpflanzen durchgeführt. Wie bei den Übertragungsversuchen mit dem TMV wählte ich Fraßzeiten zwischen 1 Sekunde und mehreren Minuten.

Die grüne Laubheuschrecke kann nach den Ergebnissen der Einzelversuche das Kartoffel-x-Virus in wesentlich geringerem Umfang übertragen als das TMV. Bei 1 Sekunde Fraß erkrankten 3, bei 5 und 15 Sekunden 0, bei 30 Sekunden und 1 Minute je 2, bei 2 Minuten 4 und bei 3 Minuten 2 von 20 Tabakpflanzen. Im Gegensatz zum Tabakmosaikvirus läßt sich keine so deutliche Abhängigkeit der Infektionsrate von der Fraßzeit erkennen.

Die Ergebnisse der Serienversuche (s. u.) weisen im Gegensatz zu den Einzelversuchen deutlich darauf hin, daß auch beim x-Virus bei längerer Fraßzeit mehr Pflanzen erkranken. Es fällt weiterhin auf, daß bei den Serien im Durchschnitt mehr Infektionen stattfinden als bei den Einzelversuchen.

Ergebnisse der Serienversuche mit 10 × abwechselndem Fraß an Krank und Gesund

Tier	5 Sek. / 5 Sek.					15 Sek. / 15 Sek.					30 Sek. / 30 Sek.				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+
	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—
	—	—	+	—	—	+	—	+	—	+	—	+	+	—	+
	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	+

Abb. 7. Durch Fraß von *T. viridissima* mit dem Kartoffel-x-Virus infizierte Samsunpflanze

Bei 5 Heuschrecken wurden die Mundwerkzeuge sofort nach dem Fraß von 1 Minute Dauer an einer mit x-Virus infizierten Pflanze auf gesunden Samsunpflanzen abgerieben. Dabei wurde wie bei den entsprechenden Versuchen mit dem TMV verfahren. Es gelang auf diese Weise, drei Pflanzen durch Abreiben der Mandibeln zum Erkranken zu bringen; die übrigen Mundteile erzielten keine Infektionen.

Schließlich erfolgten auch einige Einzelübertragungsversuche mit einem „Mottle-Stamm" des Kartoffel-x-Virus. Die Fraßzeiten an Krank und Gesund waren gleichlang und bewegten sich zwischen 1 Sekunde und 2 Minuten. Zu jeder Fraßzeit wurden 10 Versuche durchgeführt. Die Ergebnisse zeigten, daß der „Mottle-Stamm" in noch geringerem Umfange übertragen wird als der „Ringspot-Stamm". Es erkrankte nämlich nur bei Fraßzeiten von 1 und 5 Sekunden je eine Pflanze.

c. Kartoffel-y-Virus

Wie beim Kartoffel-x-Virus kamen auch beim y-Virus verschiedene Einzelübertragungsversuche und Serienversuche mit gleichen Fraßzeiten an kranken und gesunden Samsunpflanzen (ohne Zwischenpause) zur Durchführung.

Bei den Einzelversuchen erwiesen sich bei einem Biß in Krank und Gesund sowie 1 Sekunde Fraß 0, bei 5 Sekunden 2, bei 15 Sekunden, 30 Sekunden und 1 Minute 0, bei 2 Minuten 1, bei 3 und 5 Minuten 0 von 20 Pflanzen als viruskrank. Die Ergebnisse der Serienversuche sind in der folgenden Übersicht wiedergegeben.

Ergebnisse von Serienversuchen mit 10 × abwechselndem gleichlangem Fraß an Krank und Gesund

1 Sek. / 1 Sek.					5 Sek. / 5 Sek.					15 Sek. / 15 Sek.					30 Sek. / 30 Sek.				
I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Aus den Einzel- und Serienversuchen zur Übertragung des y-Virus geht hervor, daß dieses Virus von *T. viridissima* in noch geringerem Ausmaß als das Kartoffel-x-Virus übertragen wird. Es hat außerdem den Anschein, als ob es bei kürzeren Fraßzeiten etwas besser übertragen würde als bei längeren.

Zur Prüfung der Temperaturabhängigkeit der y-Virusübertragung wurden 20 Einzelversuche mit gleichlangem, 15 Sekunden dauerndem Fraß an Krank und Gesund bei 16–18° C, 20 weitere bei 25° C durchgeführt. Unter den bei 16–18° befressenen Pflanzen erkrankte keine, unter den bei 25° 2. Dieses Ergebnis läßt vermuten, daß die Übertragung des y-Virus auch durch *T. viridissima* bei höherer Temperatur leichter möglich ist als bei niedriger.

Bei Versuchen mit Mundwerkzeugen von 5 Tieren, deren Einzelteile sofort nach dem Fraß (15 Sekunden) an Krank 30 Sekunden lang an Samsunpflanzen abgerieben wurden, erkrankten 2 Pflanzen. Eine davon war mit einer Oberlippe, die andere mit einer Mandibel infiziert w rden.

d. Bukett- und Mauchevirus

Mit dem Bukettvirus (Ringspot) habe ich nur Einzelversuche durchgeführt. Dabei waren wie gewöhnlich die Fraßzeiten an den kranken und gesunden Samsunpflanzen gleich. Beim Mauchevirus wurden wie beim Bukettvirus Einzelversuche, aber auch einige Serienversuche mit 10mal abwechselndem, gleichlangem Fraß an Krank und Gesund vorgenommen.

Bei den Einzelversuchen mit Bukettvirus (gleichlanger Fraß an Krank und Gesund ohne Pause) erkrankten bei 1 Sekunde Fraß 0, bei 5 und 15 Sekunden je 2, bei 30 Sekunden 0, bei 1 Minute 1, bei 2 Minuten 0 und bei 3 Minuten 3 von je 10 Tabakpflanzen. Bei gleichartigen Versuchen mit Mauchevirus konnten bei 1 Sekunde Fraß 0, bei 5 Sekunden 0, bei 15 Sekunden 1, bei 30 Sekunden, 1 und 2 Minuten 0, bei 3 Minuten 1 Infektion erzielt werden. Die Ergebnisse der Serienversuche mit Mauchevirus sind der folgenden Darstellung zu entnehmen.

Ergebnisse der Serienversuche mit Mauchevirus

(10 × abwechselnder Fraß an Krank und Gesund)

Tier	5 Sek. / 5 Sek. I	II	III	IV	V	15 Sek. / 15 Sek. I	II	III	IV	V
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	+LL	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	+LL	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	+LL	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	+LL	—	—	—	—
	—	—	—	—	+ Blattinf.	—	—	—	—	—

LL = Große Läsion um die Fraßstelle (Abb. 8)

Das Bukettvirus wird also nur gelegentlich übertragen und zwar sowohl bei kurzen wie bei längeren Fraßzeiten. Mit dem Mauchevirus gelingen nur selten Infektionen; sie sind auch bei diesem Virus bei den Serienversuchen etwas häufiger als bei den Einzelversuchen.

Am Rande sei erwähnt, daß es bei Übertragungsversuchen, bei denen von einer mit Bukettvirus und TMV infizierten Pflanze ausgegangen wurde, beide Viren getrennt werden konnten.

Abb. 8. Große Läsion an Fraßstelle von *T. viridissima* infolge Infektion durch Mauchevirus

2. Übertragungsversuche mit *Decticus verrucivorus* und *Tettigonia cantans*

Bei den Versuchen mit *D. verrucivorus* handelte es sich ausschließlich um Einzelversuche mit gleichen Fraßzeiten an TMV-kranken und gesunden Samsunpflanzen zwischen 1 Sekunde und 1 Minute. Bei 1 Sekunde Fraß wurden 7, bei 5 Sekunden 3, bei 15 Sekunden 7, bei 30 Sekunden 3 und bei 1 Minute 6 von je 10 Pflanzen infiziert.

Nach diesen Resultaten zu urteilen, kann der Warzenbeißer das TMV mindestens genau so gut, wenn nicht besser als die grüne Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* übertragen. Es fällt dabei auf, daß er schon bei 1 Sekunde Fraßzeit sehr viele Pflanzen anstecken kann.

Mit *Tettigonia cantans* konnten, da ich wenig Tiere zur Verfügung hatte, nur 16 Einzelversuche mit gleichen Fraßzeiten an TMV-Krank und Gesund vorgenommen werden. Die Fraßzeit belief sich auf 1 Minute. Von den befressenen Pflanzen erkrankten 5. Daraus folgt, daß die Heuschrecke das TMV etwa mit dem gleichen Erfolg überträgt wie die nahverwandte Art *T. viridissima.*

3. TMV-Übertragungsversuche mit Raupen der Kohleule *Barathra brassicae* L.

Wie bei der grünen Laubheuschrecke wurde auch bei den Raupen der Kohleule zunächst einmal untersucht, ob das TMV durch die Beine übertragen werden kann. Besonderes Interesse galt dabei den Brustbeinen, deren Krallen sich beim Lauf oder beim Festhalten während des Fraßes in das Pflanzengewebe einsenken können. Ich ließ 8 Tiere 1 Minute lang an Blättern einer TMV-kranken Pflanze fressen. Sie hielten sich dabei mit den Brustfüßen am Blattgewebe fest. Dann wurden die Raupen getötet und die Brustfüße mit einer Rasierklinge über Fließpapier abgeschnitten. Auf diese Weise konnte ein Kontakt der Beine mit dem aus den Schnittwunden austretenden Blut verhindert werden. Die abgeschnittenen Extremitäten wurden 30 Sekunden lang auf Xanthiblättern abgerieben. Nach Verstreichen der Inkubationszeit war nur auf einem Blatt, das mit dem rechten hinteren Brustbein einer Raupe behandelt worden war, eine Lokalläsion entstanden (Abb. 9). Es kann also auch an den Beinen der Kohleulenraupe nach einem Fraß an TMV-kranken Pflanzen und dem damit verbundenen Festhalten und Einkrallen aktives Virus vorhanden sein.

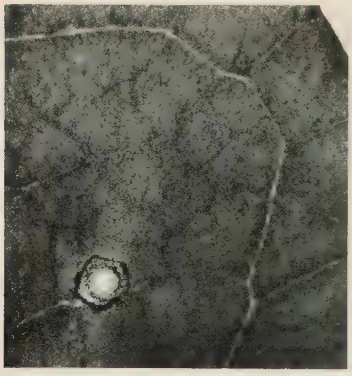


Abb. 9. Durch Abreiben eines Brustbeines von *B. brassicae*-Raupe hervorgerufene Lokalläsion an Xanthitabak

Außer diesen Versuchen mit Brustbeinen von Raupen wurde eine größere Zahl von Fraßversuchen durchgeführt. Es handelte sich dabei um Einzel- und Serienversuche, die in der gleichen Weise wie bei *T. viridissima* vorgenommen wurden.

Wie bei der grünen Laubheuschrecke erfolgten zunächst Einzelversuche mit gleichen Fraßzeiten an kranken und gesunden Samsunpflanzen ohne zwischengeschaltete Pausen. Die Fraßzeiten schwankten zwischen einem Biß und 5 Minuten. Zur besseren Überwachung des Fraßes durften die Raupen nur an den Blatträndern fressen. Zu jeder Fraßzeit erfolgten 20 Einzelversuche.

Den gleichen Versuch wie an Samsuntabak führte ich auch an Xanthitabak aus. Es bestand nur der Unterschied, daß je Fraßzeit nicht 20, sondern nur 10 Versuche durchgeführt wurden.

Die Zahl der Lokalläsionen war wie folgt: Bei einem Biß in Krank und Gesund 0, bei 1 Sekunde Fraß 1, 5 Sekunden 1, 15 Sekunden 2, 30 Sekunden 0 und 1 Minute 1 Läsion.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit denen, die mit *T. viridissima* als Vektor gewonnen wurden, so kommt man zu dem Schluß, daß die Kohleulenraupe das TMV viel seltener als die grüne Laubheuschrecke, also nur gelegentlich übertragen kann. Wenn bei den längeren Fraßzeiten etwas mehr Infektionen auftraten als bei den kürzeren, so kann dies hier auf einem Zufall beruhen. Die Zahl der Lokalläsionen an Xanthitabak stimmt ungefähr mit der Zahl der Infektionen überein, die an Samsuntabak erzielt werden können.

Die Unregelmäßigkeit und Seltenheit der TMV-Übertragung durch die *Barathra brassicae*-Raupe wurde durch einige weitere Fraßversuche bestätigt. Diese Versuche, die einen Hinweis auf einen eventuellen Einfluß der

Fraßzeit an den kranken Pflanzen auf den Infektionserfolg geben sollten, gaben keinen Aufschluß in dieser Richtung. Bei 20 Einzelversuchen, bei denen die Raupen 5 Sekunden an Krank und 2 Minuten an Gesund fraßen, sowie 20 weiteren mit 2 Minuten Fraß an Krank und 5 Sekunden an Gesund erkrankte nur je 1 Pflanze. Ein Einfluß der Fraßlänge an kranken Pflanzen auf die Infektionsrate läßt sich also bei der Kohleulenraupe nicht nachweisen.

Eine weitere Bestätigung fand diese Feststellung auch durch verschiedene Serienversuche, bei denen jede Raupe 7mal abwechselnd an kranken und gesunden Pflanzen fraß. Die Fraßzeit war dabei entweder an Krank oder Gesund konstant 5 bzw. 15 Sekunden, auf der anderen Seite wurde sie allmählich von 1 Sekunde bis 5 Minuten gesteigert.

Ergebnisse von Serienversuchen mit allmählich zunehmenden Fraßzeiten an Krank und Gesund

Tier		I	II	III	IV	V			I	II	III	IV	V
1 Sek.	5 Sek.	—	—	—	—	—	1 Sek.	/ 15 Sek.	—	—	—	—	—
5 Sek.	5 Sek.	—	—	-	—	—	5 Sek.	15 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek.	5 Sek.	—	—	—	—	—	15 Sek.	/ 15 Sek.	—	—	—	—	—
30 Sek.	5 Sek.	—	—	—	—	—	30 Sek.	15 Sek.	—	—	—	—	+
1 Min	5 Sek.	—	—	—	—	—	1 Min.	15 Sek.	—	—	—	—	—
2 Min.	5 Sek.	—	—	—	—	—	2 Min.	15 Sek.	—	—	—	—	—
5 Min	5 Sek.	—	—	—	—	—	5 Min.	15 Sek.	—	—	—	—	—

Tier		I	II	III	IV	V
15 Sek.	1 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek.	5 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek.	15 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek.	30 Sek.	—	—	—	—	—
15 Sek.	1 Min.	—	—	—	—	—
15 Sek.	2 Min.	—	—	—	·	—
15 Sek.	5 Min.	—	—	—	—	—

Schließlich habe ich wie bei *T. viridissima* Serienversuche durchgeführt, bei denen jede Raupe entweder 10mal abwechselnd eine kranke und gesunde Samsunpflanze zu befressen hatte oder nur einmal am Anfang der Reihe an Krank und dann fortlaufend 10mal an Gesund fraß.

Die Ergebnisse der Serienversuche mit abwechselndem, gleichlangem Fraß an Krank und Gesund gehen aus der folgenden Übersicht hervor. Bei den Serienversuchen mit einmaligem Fraß an Krank und 10mal fortlaufendem an Gesund (je 6 Tiere 1 Sekunde, 5 Sekunden, 15 Sekunden, 30 Sekunden und 1 Minute Fraß) erkrankte nur eine Pflanze, und zwar die vierte in einer 5 Sekunden-Serie.

Die Ergebnisse der Serienversuche mit abwechselndem Fraß an Krank und Gesund zeigen, daß viele Raupen trotz mehrfacher Virusaufnahme keine Übertragung erzielen können. Die Zahl der Infektionen lag wie bei den Einzelversuchen sehr niedrig, die einzelnen Pflanzen verteilten sich unregelmäßig über die Reihen. Auch eine Zunahme der Infektionen bei längerer Fraßzeit konnte durch die Serienversuche nicht festgestellt werden.

Wie bei den Heuschrecken, so interessierte auch bei der Kohleulenraupe die Frage, wie lange das TMV übertragen werden kann. Es wurden deshalb Pausenversuche durchgeführt, bei denen die Raupen an Krank und Gesund

Ergebnisse der Serienversuche mit abwechselndem Fraß an Krank und Gesund

1 Sek. / 1 Sek.						5 Sek. / 5 Sek.						15 Sek. / 15 Sek.					
I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—

Tier	30 Sek. / 30 Sek.						1 Min. / 1 Min.					
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—						
	—	—	—	—	—	—						
	—	—	—	—	—	—						
	—	—	—	—	—	—						
	—	—	—	—	—	—						

je 30 Sekunden fraßen. Zwischen diesen Fraßzeiten lagen Pausen von 2 Minuten bis 24 Stunden. Von 2 Minuten bis zu einer Stunde Pause wurden zu jeder Zeit je 20, von 2 Stunden bis 24 Stunden je 10 Versuche durchgeführt. Es konnten die folgenden Ergebnisse erzielt werden:

Bei 2 Minuten Pause erkrankten 0, bei 5 Minuten 2, bei 10 Minuten 1, bei 30 Minuten 0 und bei 1 Stunde 1 Pflanze. Bei 2, 4, 8, 12 und 24 Stunden Pause konnten keine Infektionen erzielt werden. Die Fähigkeit der Kohleulenraupe hört also wie bei der Imago von *T. viridissima* spätestens 1 Stunde nach der Aufnahme von TM-Virus auf. Diese Resultate konnten durch verschiedene Serien-Pausenversuche bestätigt werden. Die Raupen fraßen dabei stets gleichlang 15 Sekunden, 30 Sekunden oder 2 Minuten an kranken und gesunden Samsunpflanzen. Bei den Versuchen mit 15 Sekunden Fraßzeit erfolgte ein abwechselnder Fraß an Krank und Gesund unter Einschaltung von 5 bzw. 10 Minuten Pause. Bei den restlichen Versuchen nahm jedes Versuchstier nur einmal 30 Sekunden oder 2 Minuten Nahrung zu sich und fraß dann fortlaufend nach Einschaltung einer immer längeren Pause gleichlang an gesunden Pflanzen. Die Ergebnisse fielen so aus, wie auf Grund früherer Versuche erwartet werden konnte.

Zuletzt wurden auch noch einige Versuche mit abgeschnittenen Mundwerkzeugteilen durchgeführt. 6 Raupen wurden nach einem Fraß von 30 Sekunden an einer TMV-kranken Pflanze über Fließpapier die Mundwerkzeuge mit einer Rasierklinge vom Kopf getrennt. Die einzelnen Teile wurden dann je 10 Sekunden auf Samsunpflanzen abgerieben. Die Maxillen und die Unterlipppe rieb ich dabei nicht wie bei den Heuschrecken getrennt, sondern zusammen ab.

Ergebnisse der Serien-Pausenversuche mit abwechselndem, fortlaufendem Fraß an Krank und Gesund

Tier	15 Sek. / 5 Min. P. / 15 Sek. I	II	III	IV	V	VI	15 Sek. / 10 Min. P. / 15 Sek. I	II	III	IV	V	VI
	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Ergebnisse der Serien-Pausenversuche mit einmaligem Fraß an Krank und fortlaufendem an Gesund nach Einschaltung immer längerer Pausen

Tier						
			I	II	III	IV	V
30 Sek.	2 Min. P.	30 Sek.	—	—	+	—	—
—	5 Min. P.	30 Sek.	—	—	—	—	—
—	10 Min. P.	30 Sek.	—	—	+	—	—
—	30 Min. P. /	30 Sek.	—	—	—	—	—
—	60 Min. P. /	30 Sek.	—	—	—	—	—

Tier						
		I	II	III	IV	V	VI
2 Min.	1 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—
—	2 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—
—	3 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—
—	4 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—
—	5 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—
—	10 Std. P. /	2 Min.	—	—	—	—	—	—

Die Ergebnisse waren wie folgt: Die Oberlippen riefen 3 Infektionen, die Mandibeln 1 und die Maxillen und Unterlippen ebenfalls 1 Infektion hervor.

Das TMV läßt sich also sofort nach dem Fraß an einer kranken Pflanze an allen Teilen der Mundwerkzeuge der Kohleulenraupe in aktivem Zustand nachweisen. Wenn mit den Oberlippen die meisten Infektionen erzielt wurden, so kann dies wegen der geringen Zahl der Versuche auch auf einem Zufall beruhen.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Mainz

Beitrag zur Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. *(Orthoptera, Blattidae)* und vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus der chlorierten Kohlenwasserstoffe Chlordan und Heptachlor

Teil I

Von F. Ph. J. Neubecker[1]

Mit 21 Abbildungen

1. Einleitung

Zu der Ordnung der Orthopteren zählt die Familie der *Blattidae*, der Schaben. Eine andere taxonomische Einteilung unterscheidet die Überordnung der *Orthopteroidea* (Orthopteren, Geradflügler), und die Überordnung der Blattoidea. Danach werden die Schaben innerhalb der Blattoidea zu der Ordnung der *Blattaria* zusammengefaßt. *Blaberus craniifer* Burmeister gehört zu der Familie der *Blaberidae*. Dieses in beiden Geschlechtern voll geflügelte, paurometabole Insekt ist auffallend groß. Es ist nach *Blaberus giganteus* die zweitgrößte Schabe. Das Vorkommen von *Blaberus craniifer* Burm. ist im wesentlichen auf *Westindien* und *Mittel-Amerika* beschränkt.

Burmeister beschrieb die Schabe 1838 im „Handbuch der Entomologie" unter dem Namen *Blabera craniifera* nach einem Fund in *Cuba*. Das Tier ist nach Hebard die von Serville beschriebene *Blabera varians*. Später wurde das Tier von mehreren Autoren als eine andere Art unter demselben Gattungsnamen beschrieben, so von Guérin 1857 als *atropos*, ebenso von Rhen, Bolivar, Gundlach, Saussure und Zehntner als *atropos*. Rhen beschrieb die Schabe noch als *fuscus* und Brunner als *fusca*. Nach Rhen und Hebard sind dies alles Synonyma von *Blaberus craniifer* Burm.

Von diesen Autoren wurde die Schabe nur unter taxonomischen Gesichtspunkten beschrieben. Eine Bearbeitung der Biologie erfolgte erst im Jahre 1929 durch Saupe. Dieser benutzte die synonyme Bezeichnung *Blabera fusca* Brunner. Einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. lieferte Nutting 1953. Er beschrieb das Vorhandensein eines Spermatophoren und konnte eine Geburt von Jungtieren beobachten. Wir finden dann nur noch Angaben über die Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. in einer allgemeinen Zusammenfassung über die Fortpflanzung bei Schaben von Roth und Willis. Sie stützen sich aber, bezüglich *Blaberus craniifer* Burm. im wesentlichen auf die Angaben von Saupe und Nutting.

Die Ergebnisse der Arbeit von Saupe und die Einzelbeobachtungen von Nutting über die Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. ließen noch gnügend Raum für eine weitere Bearbeitung. So hat Saupe zum Beispiel die Schabe nicht vollständig in allen Entwicklungsstadien von Imago zu Imago untersucht. Es schien daher wünschenswert, den gesamten Entwicklungszyklus des Tieres noch einmal einer Beobachtung zu unterziehen. Viele Fragen der Fortpflanzung, von der Begattung bis zur Geburt von Jungtieren, und die Jugendstadien bedurften außerdem noch einer genaueren Bearbeitung. Die weiblichen Genitalorgane waren von Saupe eingehend beschrieben worden, jedoch fehlte bislang eine Bearbeitung des männlichen Genitalapparates.

Das Vorhandensein einer großen Anzahl von *Blaberus craniifer* Burm. bot die Möglichkeit, das Tier auch zu physiologischen Experimenten heranzuziehen. Die Schabe ist

[1] Jetzt Pretoria, Südafrika

wegen ihrer Größe zu solchen Versuchen besonders geeignet. Weiterhin war im Pflanzenschutzlaboratorium der Firma C. H. Boehringer in Ingelheim/Rh. die Gelegenheit gegeben, Untersuchungen über die Wirkung von neuen synthetischen Insektiziden durchzuführen. Zwei dieser Substanzen, die nahe verwandten chlorierten Kohlen-Wasserstoffe *Chlordan* und *Heptachlor,* haben sich in der Praxis als besonders wirksam gegen Schaben erwiesen. Angaben über den Wirkungsmechanismus dieser beiden insektiziden Stoffe bei Schaben sind in der Literatur nur sehr spärlich.

Durch das Entgegenkommen der Firma C. H. Boehringer Sohn, besonders durch die Förderung des Leiters des Pflanzenschutzlaboratoriums dieser Firma, Herrn Priv. Doz. Dr. W. Madel, wurde ich in die Lage versetzt, meine Untersuchungen an der Schabe *Blaberus craniifer* Burm. durchzuführen.

Mr. A. B. Gurney vom US-Nationalmuseum in Washington und Herr Dr. K. Princis vom Zoologischen Institut der Universität Lund/Schweden bestimmten anhand einiger Exemplare unserer Zucht die Tiere als *Blaberus craniifer* Burm. Darüber hinaus konnte Herr. Dr. K. Princis auf Grund eines vom Berliner Zoologischen Museum freundlicherweise zur Verfügung gestellten Originalexemplares, der von Saupe bearbeiteten Tiere bestätigen, daß es sich bei der von Saupe beschriebenen *Blabera fusca* Brunner um ein Synonym zu *Blaberus craniifer* Burmeister handelt.

Der zweite Teil der vorliegenden Arbeit enthält einen Beitrag zur Frage des Wirkungsmechanismus von *Chlordan* und *Heptachlor.*

2. Geographische Verbreitung von *Blaberus craniifer* Burm.

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *Blaberus craniifer* Burm. ist auf *Westindien* und *Mittelamerika* beschränkt. Nach Rhen und Hebard ist *Blaberus craniifer* Burm. in Westindien nur aus *Kuba* bekannt. In den Städten *Santiago* und *Havanna* kommt das Tier in den Häusern vor. Außerhalb der

Abb. 1. Die geographische Verbreitung von *Blaberus craniifer* Burm.

Insel Kuba ist diese Schabe von *Key West,* an der Südspitze von Florida, bekannt. Dorthin wurde sie wahrscheinlich von Kuba aus eingeschleppt. Ihr kontinentales Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom *südlichen Mexiko* und *Yucatan* bis *Britisch Honduras* (siehe Abb. 1). Dies stellt im Vergleich etwa zur orientalischen, amerikanischen und deutschen Schabe, die kosmopolitisch verbreitet sind, ein auffallend eng begrenztes Verbreitungsgebiet dar.

3. Aufzucht

Seit dem Jahre 1952 wird mit großem Erfolg die Zucht von *Blaberus craniifer* Burm. in den Insektenzuchträumen des Pflanzenschutzlaboratoriums der Firma C. H. Boehringer

Sohn betrieben. Diese Zucht geht auf einige Imagines und Jugenstadien zurück, die von einem Insektenlaboratorium im südlichen Nordamerika erworben wurden.

Die Tiere wurden in trogförmigen Behältern aus Zinkblech von 80 × 40 × 40 cm gehalten. Eine Rinne um den oberen Rand, die mit Wasser und Öl gefüllt war, verhinderte ein Entkommen der Schaben. Diese Anordnung erlaubte ein leichtes Hantieren und eine Beobachtung der Tiere im offenen Zuchtbehälter.

In dem Zuchtbehälter wurden dünne Holzplatten mit schmalen Zwischenräumen übereinandergeschichtet. Zwischen ihnen fanden die lichtscheuen Schaben, die eine ausgeprägte Thigmotaxis zeigen, einen geeigneten Aufenthalt. Auf dem Boden des Behälters befand sich eine 5 cm dicke Schicht Torfmull, in welche sich die Tiere gern einwühlten. (Ihre Antennen ragten hierbei über den Torfmull hinaus und führten ständig umherspielende Bewegungen aus. Das gleiche Fühlerspiel zeigten Tiere, die sich in das Futtermehl einwühlten. Auf diese Weise konnten sich die Tiere von ihrem Versteck aus durch Geruchs- und Tastsinn über ihre unmittelbare Umwelt orientieren.)

Die beschriebenen Behälter dienten zur Massenzucht und standen in einer Klimakammer von 2 × 2 × 2 m. Die Temperatur betrug 25°–26° C, die relative Luftfeuchte schwankte in der Kammer zwischen 40 % und 90 %.

Außer den großen Zuchtbehältern wurden noch Glasaquarien zur Beobachtung von einzelnen Bruten und Einzeltieren bei verschiedener Temperatur und Luftfeuchte verwendet.

Abb. 2. Männliche (links) und weibliche (rechts) Imago von *Blaberus craniifer* Burm. (Etwa 1/3 nat. Gr.)

Als Hauptnahrung diente zu Mehl gemahlener Hundekuchen. Daneben wurden noch Äpfel, Birnen, Salat, Kohl und Karotten verfüttert. Die Tiere bevorzugen diese pflanzliche Kost. (Bei Äpfeln und Birnen war es einerlei, ob die Früchte noch unreif, reif oder schon völlig verfault waren.)

Während das Hundekuchenmehl den Tieren ständig zur Verfügung stand, wurde pflanzliche Nahrung nur im Abstand von einigen Tagen gegeben. (Frisch gebotene pflanzliche Kost nahmen die Tiere so begierig an, daß sie versuchten, sich gegenseitig vom Futter weg zu drängen.)

Ferner wird von den Schaben sehr hartes, trockenes Brot und rohes Fleisch gefressen. Das rohe Fleisch wird jedoch als Nahrung verschmäht, sobald es verdorben ist. Ähnliches gilt auch von dem Hundekuchenmehl, das in verdorbenem, verschimmeltem Zustand nur sehr ungern von den Tieren gefressen wird.

An einer Glasschale mit nassem Torf konnten die Tiere ihren Wasserbedarf decken.

Die angeführten Nahrungsbedingungen gelten sowohl für die großen Zuchtkästen als auch für die Aquarien.

Die nachfolgend beschriebenen Beobachtungen über die Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. können sich nur auf die hier angegebenen Zuchtbedingungen beziehen. Über die Lebensbedingungen des Tieres in seinem natürlichen Verbreitungsgebiet Westindien und Mittelamerika und über seine Lebensgewohnheiten in diesem Gebiet liegen keine Angaben vor.

4. Die äußere Gestalt der Imagines

Die männlichen und weiblichen Imagines sind in ihrer Gestalt durch ihre unterschiedliche Größe und durch die Form ihrer Deckflügel (Tegmina) zu unterscheiden. Die durchschnittliche Länge der Männchen beträgt 59 mm, die der Weibchen 62,5 mm, gemessen vom vorderen Rand des Prothorakalschildes bis zur hinteren Spitze der Flügel. (Mittelwerte von jeweils 100 Einzelmessungen. – Saupe gibt für die Männchen eine Länge von 46 mm und für die Weibchen eine solche von 48 mm an.)

An der breitesten Stelle, gemessen vom linken zum rechten Rand der zusammengefalteten Deckflügel, haben die Männchen eine Breite von 26 mm,

die Weibchen sind an dieser Stelle 30 mm breit. Bei den Männchen laufen die Deckflügel an ihrem terminalen Ende spitzer zu als bei den Weibchen. Diese erscheinen dadurch in ihrem Habitus relativ runder und breiter, jene dagegen schlanker (siehe Abb. 2).

Tabelle 1

Größenunterschiede von Männchen und Weibchen

	Männchen	Weibchen
Gesamtlänge	59 mm	62,5 mm
Gesamtbreite	26 mm	30 mm
Prothorakalschild Länge	12 mm	14 mm
Prothorakalschild Breite	17 mm	19 mm
Antennenglieder durchschn.	107	107
Antennenglieder maximal	125	125
Abdomen Tergite	10	10
Sternite	8	6
Cerci	1 Paar (18—19gliedrig)	1 Paar (18—19gliedrig)

Prothorakalschild

Das Prothorakalschild des Männchens ist 17 mm breit und 12 mm lang, das des Weibchens ist 19 mm breit und 14 mm lang. (Saupe: Männchen 18 mm × 13 mm, Weibchen 22 mm × 15 mm.) Ein tiefschwarzes fünfeckiges Feld wird nach den Seiten und vorne von einem gelbbraunen Rand umgrenzt. Bei den ausgefärbten Imagines ist nur bei manchen Exemplaren innerhalb des schwarzen Feldes eine rotbraune Zeichnung angedeutet. Dagegen ist bei frischgehäuteten Tieren, die noch nicht völlig ausgefärbt sind, innerhalb jenes Feldes eine deutliche Zeichnung vorhanden. Sie verschwindet mit der endgültigen Ausfärbung entweder ganz oder bis auf kleine Reste. (Die von Saupe beschriebenen Tiere weisen innerhalb des schwarzen Feldes eine markante Zeichnung auf. Ein Vergleichstier aus der Saupeschen Zucht wurde mir freundlicherweise vom *zoologischen Museum Berlin* zur Verfügung gestellt.) Weiterhin ist innerhalb des schwarzen Pigmentfeldes eine Chitin-Skulpturierung angelegt.

Kopf und Hals

Der Kopf von *Blaberus craniifer* Burm. ist unter dem Pronotum verborgen. Er wird in hypognather Stellung getragen und ist durch einen langen Hals sehr frei beweglich. In den Buchten der großen, halbmondförmigen Facettenaugen inserieren lange, homonom vielgliedrige, filiforme Antennen. Dadurch, daß der Kopf nach hinten und unten geneigt ist, ragen die an der Stirnseite inserierten Antennen nach vorne unter dem Halsschild hervor. Im Durchschnitt sind bei beiden Geschlechtern 107 Antennenglieder einschließlich der drei ersten Grundglieder vorhanden. Die höchste beobachtete Antennengliederzahl betrug 125. Allerdings schwankt die Gliederzahl sehr, da die terminalen Glieder leicht abbrechen.

Die drei ersten Grundglieder und die folgenden vierzehn Antennenglieder weisen eine glänzende, glatte Oberfläche auf. Die übrigen Glieder bis zur Antennenspitze haben eine stumpfe Oberfläche.

Die Mundwerkzeuge von *Blaberus craniifer* Burm. sind orthopteroid. Außer den mittel- und rotbraunen Mundwerkzeugen ist die Kopfkapsel schwarzbraun bis tiefschwarz gefärbt.

Der häutige, muskulöse Hals ist nur mit wenigen Chitinplättchen, den Cervicalia, besetzt. Dadurch läßt sich eine gute Beweglichkeit erklären. Im Nacken fallen zwei sehr schmale, dunkelbraune Chitinspangen, die Dorsocervicalia, auf. Sie erstrecken sich eng aneinanderliegend median über die ganze Länge des Halses. Auf der Ventralseite des Halses liegen kurz hinter dem Kopf zwei kleine Chitinleistchen quer, ventrale Polster genannt. Ventrolateral erstrecken sich beiderseitig vom Kopf bis zum Thorax zwei unregel-

mäßig geformte Chitinplatten. Sie werden als Laterocervicalia oder Kehlplatten bezeichnet. Sie sind braun und gelb gefärbt und nähern sich gegen den Thorax hin kragenartig der Mediane.

Der Thorax

a. Vorderflügel

Die lederartig zähen Vorderflügel (Tegmina) zeigen die typische primitive Aderung der Orthopteren. Sie liegen gekreuzt über dem Abdomen, wobei gewöhnlich der linke Flügel über dem rechten liegt. Von der Basis jeder der Tegmina an ist ein breiter Rand durch eine rinnenartige Vertiefung vom übrigen Flügel abgesetzt. Dieser Rand weist eine eigene, weniger steile Wölbung auf als der übrige Flügel und verliert sich nach dem Flügelende hin. In der Mitte des Tieres bilden beide Deckflügel einen großen, schwarzbraunen, bindenartigen Fleck, der nach dem Pronotum hin gabelförmig ausgezogen ist. Diese Zeichnung variiert jedoch bei den einzelnen Individuen in Form- und Farbintensität sehr. Zwischen jener gabelförmigen Pigmentierung ist durch die mehr oder minder transparenten Flügel die fleckige Pigmentzeichnung des Meso- und Metatergums zu erkennen. Ebenso verläuft eine für die Blattoidea typische bogenförmige Gelenknaht dem Innenrand dieser gabelförmigen Zeichnung entlang. Sie verleiht dem Analfeld gegenüber dem übrigen Flügel eine geringe Beweglichkeit.

Abb. 3. Weibliche Imago mit ausgebreiteten Flügelpaaren. (Etwa 1/3 nat. Gr.)

b. Hinterflügel

Zieht man die beiden Deckflügel auseinander, dann werden Meso- und Metatergum und das zweite Flügelpaar sichtbar. Dieses verdeckt den größten Teil des Abdomens. Das zweite Flügelpaar ist in charakteristischer Weise gefaltet und liegt im letzten Zweidrittel seiner Länge übereinander. Es schließt gewöhnlich mit den Spitzen des ersten Flügelpaares ab oder überragt dieses bis 1 mm. Im ausgebreiteten Zustand zeigen die stark transparenten Hinterflügel nur in ihrer Aderung und an ihrer Spitze eine leichte bräunliche Pigmentierung.

Meso- und Metatergum weisen eine schwarzbraune Zeichnung auf rotbraunem Untergrund auf. Die Form dieser schwarzbraunen Pigmentierung variiert individuell sehr stark.

Vor den Gelenken der beiden Flügelpaare befindet sich je eine große, verschließbare Stigmenöffnung.

c. Extremitäten

Die Ventralseite des Thorax wird von den mächtigen Coxen der drei Beinpaare beherrscht. Ihnen gegenüber treten die Sternite stark zurück, so daß neben den Coxen und Sternitresten große Gelenkhäute, besonders unterhalb der Coxen vorhanden sind.

Die Coxen liegen schräg nach hinten und zur Mediane hin gerichtet und berühren sich in der Körpermitte. Die relativ kleinen Trochanter sind quer zur Körperachse gestellt. An den Trochanter schließt ein kräftiger Femur an, der außer einer feinen Behaarung nur an seinem distalen Ende mit Dornen besetzt ist und zwar an den Vorderbeinen mit zwei und an den mittleren und hinteren Beinen mit drei. Die Tibia ist reich mit großen Dornen besetzt. Diese haben die Eigenschaft, derart passiv beweglich zu sein, daß sie sich gegen das distale Ende der Tibia hin dieser anlegen können, während sie sich in umgekehrter Richtung nur bis zu einem spitzen Winkel von der Tibia abspreizen lassen. Diese Vorrichtung spielt bei der Fortbewegung des Tieres eine Rolle, indem es sich beim Laufen mit diesen Dornen gegen den Untergrund stemmt.

Die Tarsen sind gewöhnlich fünfgliedrig, jedoch können bei ein und demselben Tier auch einige Tarsen viergliedrig sein. Die ersten vier (bzw. drei) Glieder besitzen Haftballen, während dem letzten Glied ein Paar Krallen anhängen.

Das Abdomen

Flügel überragen die Abdomenspitze um 5 bis 7 mm. (Saupe gibt hierfür 1,5 mm für die Männchen und 2,5 mm für die Weibchen an.) Das Abdomen zeigt die für Blattiden typische Form des sitzenden Hinterleibes, d. h. es hat die gleiche Breite wie der Thorax. Es wird erst nach seinem terminalen Ende hin schmäler. Typisch für die phylogenetisch alten Schaben sind auch am Abdomen von *Blaberus craniifer* Burm. die *Paranota* der einzelnen Abdomenglieder. Das Abdomen läßt beim Männchen 10 Tergite und 8 Sternite erkennen. Das letzte Tergit bildet die *Supraanalplatte* mit den beiden gegliederten *Cerci*. Das letzte Sternit wird als *Subgenitalplatte* bezeichnet, die nur im männlichen Geschlecht zwei kleine, ungegliederte *Styli* trägt.

Auch das Abdomen des Weibchens weist 10 Tergite auf, wovon ebenfalls das zehnte als Supraanalplatte ausgebildet ist, die an ihrer Basis seitlich 2 Cerci trägt. Ventral besitzt das Weibchen 6 Sternite. Das letzte ist eine große, dreieckige Subgenitalplatte, der Styli fehlen. Die Supraanalplatte hat bei beiden Geschlechtern, wie auch bei allen Entwicklungsstadien, an ihrem Hinterrand in der Mitte eine kleine Einkerbung. (Siehe Abb. 4.) Es ist besonders hervorzuheben, daß die letzten abdominalen Sternite (Subgenitalplatten) von Männchen und Weibchen in ihrer Größe und Form auffällig voneinander abweichen. (Siehe

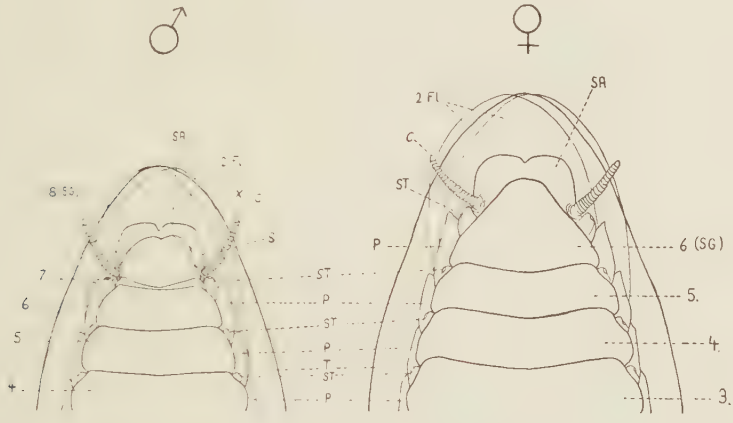


Abb. 4. Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Abdomenende. (Ventralseite) 3.—8. = Sternite, 6. (SG) = Subgenitalplatte des ♀, 8. (SG) = Subgenitalplatte des ♂ (asymmetrisch), X = deren nicht chitinisierter Rand, SA = Supraanalplatte, C = Cerci, S = Styli, ST = Stigmen, P = Paranota, T = Tegmina, 2. Fl. = 2. Flügelpaar

Abb. 4.) Wie bereits angedeutet, ist die Subgenitalplatte beim Weibchen von großer dreieckiger Form. Sie ist individuell mehr oder minder stark in ihrer Medianen gewölbt. Beim Männchen ist dieses letzte abdominale Sternit bedeutend kleiner und von rundlich ovaler Form. Während die Subgenitalplatte beim Weibchen also vom 6. abdominalen Sternit gebildet wird, ist es beim Männchen das 8. Sternit. Bemerkenswert ist, daß diese Subgenitalplatte des Männchens eine leichte Asymmetrie aufweist. Sie ist am linken hinteren Rand flacher gebogen als am rechten und hat am rechten seitlichen Rand einen häutigen, nicht chitinisierten Streifen. (Siehe Abb. 4.)

Von der Ventralseite aus betrachtet, lassen sich demnach Männchen und Weibchen durch eine sehr markante Ausbildung des Abdomenendes leicht unterscheiden.

An der Basis der Paranota findet sich bei der männlichen und weiblichen Imago am ersten bis siebten abdominalen Tergit je eine Stigmenöffnung. Das vorletzte Tergit ist bereits bei den Jugendstadien auffallend klein.

Die Ventralseite des Abdomens beider Geschlechter zeigt eine charakteristische Zeichnung. Die lateralen und distalen Ränder der Sklerite sind schwarzbraun pigmentiert und schließen hellgelbe, unpigmentierte Felder ein, deren Größe und Form einer starken, individuellen Abänderung unterworfen sind. In der Medianen der Dorsalseite erkennt man über die ganze Länge des Abdomens unter den Tergiten das Dorsalgefäß.

Abschließend ist noch zu erwähnen, daß die Imagines von *Blaberus craniifer* Burm. fast am ganzen Körper einen feinen Härchenbesatz aufweisen.

5. Bau des männlichen Genitalapparates

Bei auseinandergezogener Supraanal- und Subgenitalplatte werden die *äußeren Genitalorgane* des Männchens zum Teil sichtbar (siehe Abb. 5). Direkt unter der Supraanalplatte schließen sich zwei teilweise chitinisierte Wülste an, in deren Mitte die Aftermündung liegt. Die Chitinisierung des rechten dieser beiden Afterwülste läuft nach der Afteröffnung hin in einem halbkreisförmigen Chitinhaken aus. Dieser Haken zählt zu den Hilfsapparaten der männlichen Genitalorgane. Er fehlt dem Weibchen. Das Männchen klammert sich mit jenem während der Kopula wahrscheinlich an den Gonapophysen des Weibchens fest. Der linke Afterwulst weist keinen solchen Chitinhaken auf. Es liegt hier also eine weitere Asymmetrie des männlichen Abdomenendes vor, wie sie bereits für die Subgenitalplatte erwähnt wurde.

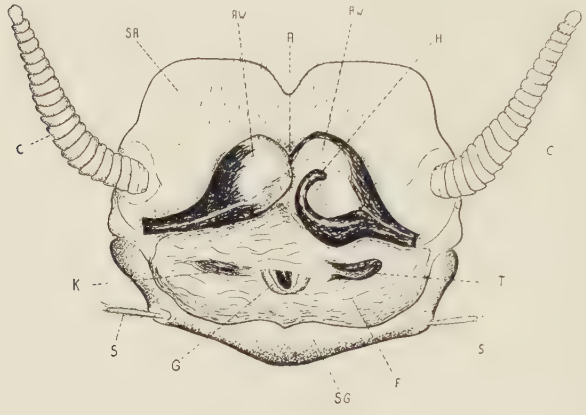


Abb. 5. Die Lage der Genitalöffnung beim Männchen. Supraanalplatte und Subgenitalplatte auseinandergezogen
SA = Supraanalplatte, SG = Subgenitalplatte, AW = Afterwülste, H = Chitinhaken des rechten Afterwulstes, A = After, T = Titilator-Tasche, G = Genitalöffnung, aus der das Ende des Spermatophorenüberträgers herausragt, K = Zweiklappiges Klammerorgan, C = Cerci, S = Styli, F = Faltige Haut zwischen Subgenitalplatte und Afterwülsten

Zwischen den Afterwülsten und der Subgenitalplatte erstreckt sich eine gefaltete Haut. An bzw. zwischen ihr sind drei chitinisierte Teile zu erkennen. Rechts eine nur schwach mit Chitin verstärkte Hauttasche. Ihr rechter Rand ist geschlossen, und ihre linken Ränder laufen nach der Mediane des Abdomens hin in die gefaltete Haut und die Genitalöffnung aus. Diese Tasche ist die Öffnung, aus der der Titilator bei der Einleitung der Begattung (siehe Abb. 7 und 10) hervorgestoßen wird. Bei leichtem Druck auf das Abdomenende wird die schwarzbraune, stark chitinisierte Hakenspitze des Titilators in der Öffnung dieser Tasche sichtbar. Mit einer Pinzette läßt sich der Titilatorschlauch in seiner ganzen Länge herausziehen.

Links von dieser Titilatortasche, ventral vom medianen After, liegt die eigentliche Genitalöffnung. Ihr ventraler Rand wird vom Ende eines kompliziert geformten, stark chitinisierten Gebildes begrenzt, an das seinerseits ventral ein muskulöser Hautwulst angreift. Beide setzen sich ins Innere des Abdomenendes fort. Der Hautwulst weist an seinem terminalen Rand einen gekräuselten Chitinsaum auf.

Die laterale und dorsale Begrenzung der Genitalöffnung besteht aus Hautfalten. Diese verdecken an der linken Seite eine leicht chitinisierte, zweiklappige Klammer, welche weiter in die Genitalöffnung hineinreicht. Die beiden Klappen dieser Klammer gehen, ähnlich wie die Titilatortasche, nach der linken Seite des Abdomens hin ineinander über, und bilden so das Gelenk der Klammer. Nach der Genitalöffnung hin sind sie offen. Die dorsale Klappe ist einfach, die ventrale zweiteilig und an den Rändern stark chitinisiert.

Von den *inneren Genitalorganen* (siehe Abb. 6 und 7) werden nach Entfernung der abdominalen Tergite zunächst die beiden Testes sichtbar. Sie liegen unter dem siebten Tergit, links und rechts vom Rectum, im dorsalen Fettgewebe. Es sind kleine, rundliche Gebilde, mit stark höckeriger Oberfläche. Sie werden von einem stark verzweigten Tracheennetz versorgt. Von den beiden Testes führen in terminaler Richtung dünne Schläuche, die Vasa deferentia, in den Fettkörper. Nimmt man den Enddarm und das Fettgewebe weg, so wird der weitere Verlauf der Vasa deferentia sichtbar. Sie verlaufen durch das Fettgewebe in Richtung nach dem Abdomenende, wobei sie sich etwas der Dorsalseite des Abdomens nähern, kehren in einer Schleife um und münden getrennt dicht nebeneinander in eine große Drüse.

Diese Drüse liegt direkt ventral unter dem Enddarm in Höhe des siebten und achten Tergites. Sie hat kugelrunde Gestalt und ist erheblich größer als die Testes. Äußerlich

betrachtet, wird sie von einer großen Anzahl dicht gedrängter, schlauchartiger Fortsätze gebildet. Ein Schnitt durch dieses Organ zeigt, daß die schlauchartigen Anhänge der Oberfläche einer kleinen Hohlkugel aufsitzen, die nach dem Abdomenende hin in ein weiteres Teilorgan des Genitalapparates ausläuft (siehe Abb. 7). Die beiden Vasa deferentia münden direkt in die Hohlkugel. Daraus geht eindeutig hervor, daß es sich bei ihr um die Vesicula seminalis handelt. In den schlauchartigen Anhängen der Vesicula seminalis, die hier also unpaar ist, haben wir die Anhangsdrüse vor uns. Sie liefert das Sekret zur Bildung der Spermatophoren.

Die Halbkugel der Vesicula seminalis geht, wie oben angedeutet, in einen schlauchartigen Organteil über. Er mündet in den Hautfalten zwischen After und Subgenitalplatte nach außen und bildet so die äußere Genitalöffnung. Aus der Lage dieses Organteiles im Anschluß an die Vesicula seminalis und seiner Mündung nach außen folgt, daß es der Ductus ejaculatoris ist.

Schneidet man diesen der Länge nach auf, dann fällt an der etwas verengten Übergangsstelle zur Vesicula seminalis eine doppelte zahnartige Vorwölbung von knorpelähnlicher Konsistenz auf. Ihre Funktion dürfte mit der Bildung des Spermatophoren in Zusammenhang stehen. An der Mündungsstelle des Ductus ejaculatoris nach außen ist rechts ein kleiner, runzliger Wulst zu erkennen. An der linken Seite der Mündung schließt das bereits bei den äußeren Genitalorganen erwähnte zweiklappige Klammerorgan an.

Aus der Tatsache, daß der Ductus ejaculatoris als Spermatophorenbehälter direkt nach außen mündet und so die eigentliche Genitalöffnung bildet, folgt, daß kein Penis ausgebildet ist. Normalerweise müßte der Ductus ejaculatoris den Penis durchbohren und an dessen Spitze die Geschlechtsöffnung bilden.

Abb. 6. Bau der männlichen Genitalorgane von *Blaberus craniifer* Burm. (Dorsalseite)
T = Testes, Vd = Vasa deferentia, AD = Anhangdrüse, De = Spermatophorenbehälter (Duct. ej.), P = Spermatophorenüberträger, BT = basaler und DT = dünnwandiger Schlauch des Titilators, T = Titilator-Tasche, F = durchtrennte Haut zwischen Afterwülsten und Subgenitalplatte, K = zweiklappiges Klammerorgan (seitlich hervorgezogen)

Bei manchen, besonders bei begattungswilligen Männchen, findet sich im Ductus ejaculatoris ein Spermatophor. Er ist noch ungleichmäßiger gestaltet als jene Spermatophoren, die man nach der Begattung an der Vagina der Weibchen findet. Der Ductus ejaculatoris hat hier also die Funktion eines Spermatophorenbehälters übernommen. Die Bildung des Spermatophoren dürfte sich demnach derart vollziehen, daß nach der Abscheidung der Spermatozoen in die Vesicula seminalis das Sekret der Anhangdrüse ebenfalls in die Vesicula abgesondert wird. Die Masse der Spermatozoen wird dabei wahrscheinlich von dem Anhangsdrüsensekret eingehüllt, das dann im Ductus ejaculatoris erhärtet. Es ist zu vermuten, daß die beiden knorpelartigen Zähne an der Übergangsstelle von der Vesicula zum Ductus sich an der Formung des Spermatophoren beteiligen.

Weiterhin liegt es nahe anzunehmen, daß das zweiklappige Klammerorgan und der runzlige Wulst an der Mündung des Ductus ejaculatoris während der Begattung die Funktion einer Zange übernehmen, und den Spermatophoren aus dem Ductus ejaculatoris herausziehen. Hierfür spricht die Anordnung und die Form der beiden Organteile, die sich an der Genitalöffnung, dem Ende des Ductus ejaculatoris oder Spermatophorenbehälters, gegenüberliegen.

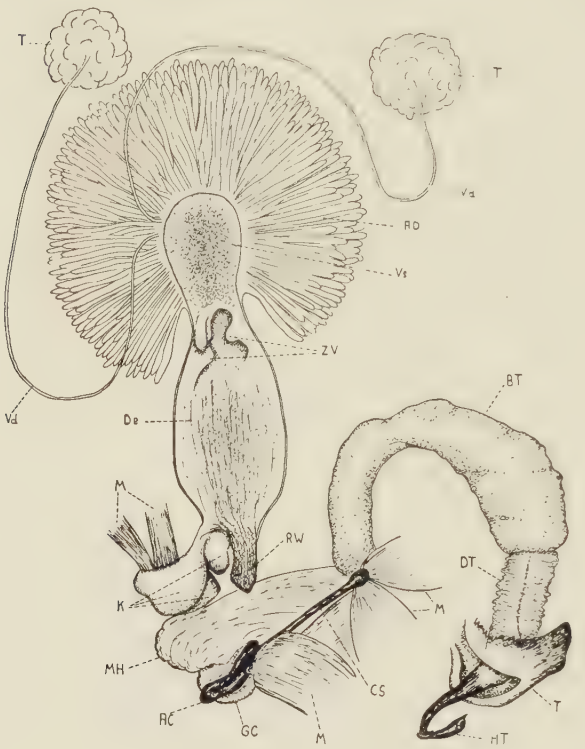


Abb. 7. Die männlichen Genitalorgane. Anhangdrüse, Vesicula seminalis und Spermatophorenbehälter im Längsschnitt. Titilator-Organ und Spermatophorenüberträger nach rechts auseinandergezogen. (Dorsalseite)
T = Testes, Vd = Vasa deferentia, AD = Anhangdrüse, De = Spermatophorenbehälter (Duct. ej.), Vs = Vesicula seminalis, ZV = zahnartige Vorwölbungen, RW = runzliger Wulst, K = zweiklappiges Klammerorgan, AC = asymmetrisches Ende der Chitinspange CS, GC = gekräuselter Chitinsaum, MH = muskulöser Hautwulst (MH und GC auseinandergezogen), BT = basaler und DT = dünnwandiger Schlauch des Titilators, HT = Titilatorhaken, T = Titilatortasche, M = Muskeln.

Bei der Besprechung der äußeren Genitalorgane wurde ein kompliziert geformtes Chitingebilde erwähnt, das den ventralen Abschluß der Genitalöffnung bildet. Es wird in seinem ganzen Umfange sichtbar, wenn die Genitalorgane aufpräpariert werden (siehe Abb. 7: AC, CS). Dieses asymmetrisch geformte Chitingebilde setzt sich nach innen in eine schmale Chitinspange fort, die in einer kleinen, keulenförmigen Verdickung endet. Sowohl an der Chitinspange, als auch am keulenförmigen Ende setzen kräftige Muskeln an. Die Chitinspange liegt ventral längs unter dem Spermatophorenbehälter.

Ein Einblick in die Funktion dieses Teils des Genitalapparates konnte durch eine direkte Beobachtung nicht gewonnen werden, da dies während einer Kopula nicht möglich ist. So lassen zunächst nur Bau und Anordnung eine Vermutung über seine Tätigkeit im Zusammenhang mit der Begattung zu. Die starken, nach verschiedenen Richtungen ansetzenden Muskeln, lassen auf eine große Beweglichkeit schließen. Es darf angenommen werden, daß dieser Hilfsapparat die Funktion des fehlenden Penis übernommen hat. Ihm kommt wahrscheinlich die Aufgabe zu, am Ende der Genitalöffnung den Spermatophoren zu übernehmen, ihn mit dem asymmetrischen Chitinende und dem gekräuselten Chitinsaum, der dieses umgibt, zu ergreifen und an die Vaginaöffnung des Weibchens heranzubringen.

Dieser Hilfsapparat wäre also als Spermatophorenüberträger (oder auch als Pseudopenis) zu bezeichnen. Wir können annehmen, daß es sich hier um eine stark abgewandelte Paramere handelt.

Als letztes Hilfsorgan des männlichen Genitalapparates bleibt noch der Titilator zu besprechen.

Er läßt zwei Abschnitte erkennen. Einen basalen, dickwandigen, starken Muskelschlauch, dem als zweiter Abschnitt ein dünnwandiger Schlauch ansitzt. Dieser läuft an seinem terminalen Ende in einem schwarzbraunen Chitinhaken aus.

Der basale Muskelschlauch sitzt dem Ende der Chitinspange des Spermatophorenüberträgers an. Seine Oberfläche ist leicht gefaltet.

Der sich anschließende dünnwandige Schlauch hat einen geringeren Durchmesser als der basale. In der Ruhelage ist er in der Art eines Balges stark geschrumpft, wodurch er ein runzliges Aussehen erhält. Dorsal läuft in der Medianen über seine ganze Länge ein feiner Chitinsaum. Das terminale Ende dieses Schlauches verjüngt sich und endet in dem Chitinhaken. Das umgebogene Ende des Hakens ist keulig verdickt und besteht aus zwei asymmetrischen Teilen, die gegeneinander gering beweglich sind. Das derart gestaltete Hakenende des Titilators wirkt beim Ergreifen der weiblichen Subgenitalplatte als Zange.

6. Fortpflanzung

a. Geschlechtsreife

Um feststellen zu können, von wann ab die Imagines geschlechtsreif sind, wurden Tiere von der Imaginalhäutung an täglich für etwa zwei Stunden mit einem älteren Geschlechtspartner zusammengesetzt. An Hand des Verhaltens des frisch gehäuteten Tieres gegenüber seinem älteren geschlechtsreifen Partner konnte so das Eintreten der Geschlechtsreife festgestellt werden. Beim Weibchen wurde dann die Geschlechtsreife als gegeben angenommen, wenn es mit einem Männchen eine Kopula einging. Ein Männchen galt als geschlechtsreif, wenn es sein typisches Paarungsverhalten zeigte und mit dem Weibchen in eine Kopula zu kommen versuchte. Noch nicht geschlechtsreife Weibchen zeigen das gleiche abwehrende Verhalten, wie es im folgenden Abschnitt für geschlechtsreife, aber kopulationsunwillige Weibchen beschrieben wird. Eine abweisende Haltung nehmen aber auch relativ frisch geschlüpfte Männchen ein, wenn sie von einem älteren geschlechtsreifen Weibchen mit den Fühlern betastet werden.

Aus der folgenden Tabelle 2 ist zu ersehen, daß sowohl die Männchen als auch die Weibchen durchschnittlich 6–7 Tage nach der Imaginalhäutung geschlechtsreif sind und kopulieren. Ein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen läßt sich dabei nicht feststellen. Während aber einige Tiere schon nach 2 bzw. 3 Tagen nach der Imaginalhäutung eine Kopula eingehen, paaren andere sich erst 12–14 Tage nach der Häutung zur Imago.

Tabelle 2

Eintritt der Geschlechtsreife bei 28 Imagines nach der Imaginalhäutung

Männchen	7, 5, 8, 7, 6, 6, 6, 11, 12, 5, 5, 4, 3, 6 Tage
Weibchen	4, 7, 7, 7, 2, 12, 14, 5, 4, 5, 6, 5, 6, 10 Tage

b. Das Paarungsverhalten

Zur Beobachtung des Paarungsverhaltens wurden frisch zu Imagines gehäutete Männchen und Weibchen für einige Wochen getrennt gehalten. Danach konnte dann an zwei zusammengebrachten Geschlechtspartnern das Verhalten bei der Paarung beobachtet werden. Die Männchen zeigen dabei immer ihre typische Reaktion. Die Weibchen bleiben manchmal auch bei sehr intensivem Werben des Männchens kopulationsunwillig.

Tages- oder Kunstlicht stören den normalen Ablauf der Begattung nicht. Lediglich Erschütterungen der Unterlage und starker Luftzug löst bei den Tieren sofort die Fluchtreaktion aus.

Im folgenden Schema ist der Ablauf der Paarung dargestellt. Das Paarungsverhalten von *Blaberus craniifer* Burm. läßt sich in drei Phasen gliedern. In der ersten Phase erkennen sich die beiden Geschlechtspartner chemotaktisch durch Betasten mit den Fühlern. In der zweiten Phase wirbt das Männchen um das Weibchen. In der dritten Phase kommt es zur Kopula. Die im Schema als fakultativ bezeichneten Abläufe können übergangen werden. Die obligatorischen Handlungen treten immer auf.

Schema zum Ablauf der Paarung

obligatorisch	*fakultativ*
1. Phase: Erkennen des Geschlechtspartners	
Männchen: Chemotaktische Anlockung, Kontaktaufnahme mit den Fühlern. Weibchen: Fühlerkontakt mit Männchen.	
	Männchen und Weibchen: Gegenseitiges Fühlerspiel. Männchen betastet Körper des Weibchens mit Fühlern.
2. Phase: Werbung des Männchens	
	Männchen: Zitternde Schüttelbewegung, heftiges Anstoßen des Weibchens. Weibchen: Gelegentlicher Fühlerkontakt. Sonst passiv.
Männchen: Rhythmisches Lüften der Flügel. Dreht sich mit Abdomenende vor den Kopf des Weibchens. Gleichzeitig werden beide Flügelpaare senkrecht aufgerichtet. Weibchen: Entweder positiv: Betastet das Abdomen des Männchens, oder negativ: Abwehrhaltung.	
3. Phase: Kopula	
Männchen: Schiebt Abdomen von vorne unter das Weibchen, ergreift mit Titilator Subgenitalplatte des Weibchens, läuft seitlich unter dem Weibchen hervor. Weibchen: Läuft von hinten auf das Abdomen des Männchens und beleckt dessen Tergite.	

Nach einer durchschnittlichen Dauer der Kopula von 90 Minuten laufen die Geschlechtspartner einfach auseinander.

Im einzelnen läuft die Paarung in der folgenden Weise ab:

1. Erkennen des Geschlechtspartners

Auf kurze Enfernung, etwa 10–20 cm, erfolgt die Anlockung des Männchens durch den Körpergeruch des Weibchens. Perceptionsorgane sind die Antennen.

Nachdem das Männchen seinen Geschlechtspartner erkannt hat, läuft es um diesen herum und betastet ihn von allen Seiten. Das Weibchen, das ruhig sitzen bleibt, betastet seinerseits mit einem oder beiden Fühlern das Männchen. Dabei entsteht oft ein Spiel mit den Fühlern, das einige Minuten an-

dauern kann. Männchen und Weibchen schlagen sehr lebhaft und flink ihre Fühler gegeneinander. Die beiden Tiere sitzen sich währenddessen bis auf die Fühler völlig ruhig gegenüber. Dieses Fühlerspiel wird jedoch oft übergangen, indem nur das Männchen das Weibchen von allen Seiten betastet und sich gleich auf dessen Seite stellt, senkrecht zu der Längsachse des Weibchens. Dabei hält es mittels der Antennen Fühlung mit ihm.

2. Werbung des Männchens

Das Männchen beginnt nun ruckartig mit dem ganzen Körper um seine senkrechte Körperachse zitternde Schüttelbewegungen auszuführen, wobei es sich mit den Beinen etwas von der Unterlage abhebt. Bei gesteigerter Erregung stößt das Männchen dabei oft sehr heftig mit seinem Halsschild gegen das Weibchen. Dieses Schütteln wird mehrfach wiederholt. Zwischendurch betastet es immer wieder das Weibchen mit seinen Fühlern. Schließlich beginnt das Männchen seine beiden Flügelpaare rhythmisch zu lüften. Diese neue Bewegung wird nach mehrfacher Wiederholung heftiger, und plötzlich stellt das Männchen seine beiden Flügelpaare senkrecht hoch. Gleichzeitig dreht es sich so herum, daß sein Abdomenende vor dem Kopf des Weibchens zu liegen kommt. Die Antennen des Männchens sind nun seitlich nach hinten gerichtet. In dieser Stellung hebt das Männchen nun Kopf und Thorax wieder etwas vom Untergrund ab. Sein Abdomen fällt zum Kopf des Weibchens hin, so daß die letzten Abdomenglieder den Boden berühren (Abb.8).

3. Kopula

Männchen und Weibchen stehen nun in der gleichen Richtung hintereinander. Jetzt beginnt das Männchen, rückwärts laufend, sein Abdomenende von vorne unter das Weibchen zu schieben. Gleichzeitig läuft das Weibchen von hinten auf das Abdomen des Männchens (Abb. 9). Hierbei ist deutlich zu erkennen, daß das Weibchen mit seinen Mundwerkzeugen das Abdomen des Männchens beleckt, besonders das Tergit zwischen den beiden Flügelpaaren. Während das Männchen sein Abdomen unter das Weibchen schiebt, streckt es das Abdomen ruckartig auseinander, stülpt ebenso ruckartig seinen Titilator aus und versucht mit diesem die Subgenitalplatte des Weibchens zu ergreifen (siehe Abb. 10). Gelingt ihm das, dann läuft es sofort seitlich unter dem Weibchen hervor. Beide Geschlechtspartner sind jetzt mit dem Abdomenende verbunden und zeigen mit den Köpfen in die entgegengesetzte Richtung. Die beiden Körperachsen bilden einen stumpfen Winkel. Damit ist die typische Kopulationsstellung erreicht (siehe Abb. 11).

Dauer einer Kopula

Die Dauer einer Kopula betrug in den beobachteten Fällen im Durchschnitt 90 Minuten, die längste 220 und die kürzeste 70 Minuten. (103, 92, 85, 81, 89, 70, 92, 116, 103, 85, 79, 85, 85, 90, 220, 90, 102, 80, 90, 120, 90 Minuten.) Gewöhnlich verharren die Tiere während der Dauer einer Kopula ruhig an einer Stelle. (In den dichtbesetzten Zuchtkästen konnte jedoch häufig beobachtet werden, daß bei Unruhe der übrigen Tiere, kopulierende Paare ebenfalls umherliefen, wobei meist das Weibchen das Männchen hinter sich herschleifte.) Am Ende der Kopula trennen sich die Tiere, indem sie einfach auseinanderlaufen. Sie kümmern sich dann nicht mehr umeinander.

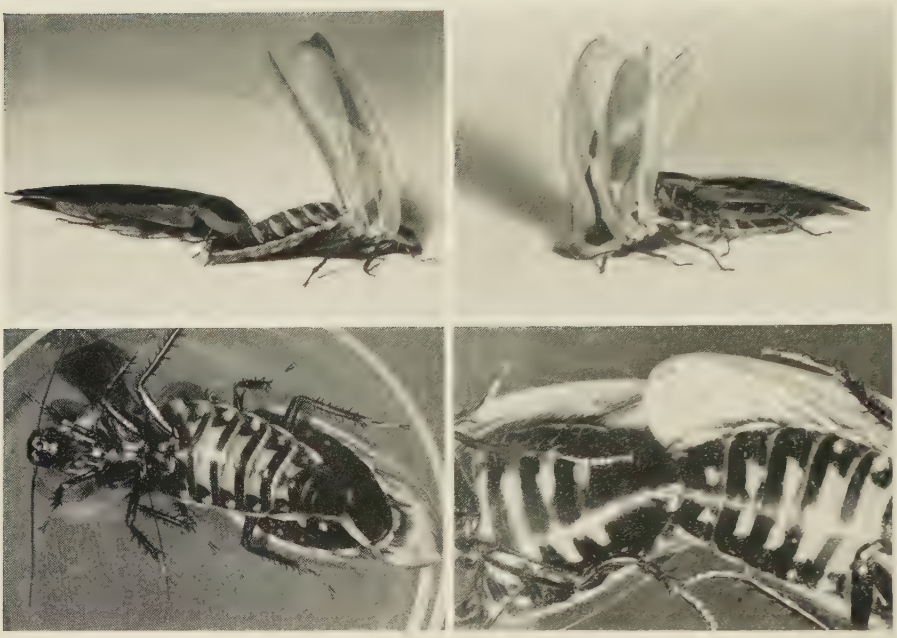


Abb. 8 (links oben). Mit fast senkrecht gestellten Flügeln dreht das Männchen sein Abdomen vor den Kopf des Weibchens. — *Abb. 9 (rechts oben).* Das Weibchen hat die Werbung des Männchens angenommen und läuft von hinten auf das Abdomen des Männchens. Dieses schiebt sein Abdomen unter das des Weibchens. — *Abb. 10 (links unten).* Abdomen und Titilator des Männchens maximal gestreckt. (Ventrale Ansicht.) — *Abb. 11 (rechts unten).* Die leicht angewinkelte Stellung während der Kopula. (Männchen rechts, ventrale Ansicht)

Abweichendes Verhalten

Bei dem beschriebenen Ablauf des Paarungsverhaltens können verschiedene Stadien übersprungen werden. Das Verhalten des Männchens oder des Weibchens kann Abänderungen erfahren.

Sehr häufig fällt das eingangs beschriebene Fühlerspiel der Geschlechtspartner weg.

Das Männchen kann auch, nachdem es das Weibchen durch Betasten mit den Fühlern erkannt hat, kurz rhythmisch die Flügel lüften und gleich mit senkrecht gestellten Flügeln sich unter das Weibchen zu schieben versuchen.

Trifft ein Männchen auf ein Weibchen, das nicht zu einer Kopula bereit ist, nimmt das Weibchen eine Abwehrhaltung ein. Das Weibchen drückt in diesem Falle seine dem Männchen zugekehrte Seite flach gegen den Boden. Bemerkt das Männchen das abweisende Verhalten des Weibchens, dann berennt es dieses heftig. Das Männchen versucht dabei mit seinem Halsschild unter die eng an den Boden gedrückten Deckflügel des Weibchens zu kommen, um es so aus seiner abwehrenden Stellung zu bringen. Jedem Anrennen des Männchens geht meist die bereits erwähnte Zitterbewegung voraus. Das Vorstoßen des Männchens auf das Weibchen kann so heftig sein, daß es das Weibchen auf den Rücken schleudert, wenn es ihm einmal gelingt, seinen Halsschild unter die Deckflügel des Weibchens zu schieben.

Mehrfach konnte beobachtet werden, daß sich kopulationsunwillige Weib-

chen aktiv gegen werbende Männchen wehren. Das geschieht in der Weise, daß das Weibchen auf der Seite, auf der sich ihm gerade das Männchen nähert, das dritte Bein sehr schnell gegen das Männchen hervorstößt und es ebenso schnell wieder unter den Körper zurückzieht. Die mit spitzen Dornen besetzte Tibia dürfte dem Tritt einen besonderen Nachdruck verleihen. Das Männchen gibt dann gewöhnlich seine Werbung um das Weibchen auf.

Die Männchen zeigen eine unterschiedliche Ausdauer im Versuch, mit einem kopulationsunwilligen Weibchen in Kopula zu kommen. Manche Männchen geben ihre Bemühungen schon nach einer Viertelstunde auf. Andere Männchen wieder bestürmen ein nicht zur Kopula bereites Weibchen nach mehreren Ruhepausen noch nach zwei Stunden.

In anderen Fällen konnte beobachtet werden, daß das Weibchen bereits auf das Abdomen des Männchens hinaufgelaufen war und das Tergit des ersten Abdomengliedes beleckte. Als dann aber das Männchen versuchte, mit seinem Titilator die Subgenitalplatte des Weibchens zu ergreifen, lief dieses wieder seitlich vom Abdomen des Männchens herunter. Dieser Versuch konnte sich mehrfach wiederholen, bis es entweder dem Männchen gelang, mit dem Weibchen doch die Kopula einzugehen, oder das Männchen von dem Weibchen abließ.

c. Rivalen – Verhalten von Männchen

Mehrfach wurden versuchsweise ein Weibchen und zwei geschlechtsreife Männchen in einer Glasschale zusammengesetzt. Es war dabei von Interesse zu beobachten, wie sich die beiden Männchen bei Anwesenheit von nur einem Weibchen zueinander verhalten würden.

Zunächst betasteten beide Männchen in der bereits beschriebenen Weise mit ihren Fühlern das Weibchen. Dabei kommt jedes einzelne Männchen sowohl mit dem Weibchen als auch mit dem anderen Männchen in Berührung. Entweder wenden sich nun die beiden Männchen von dem umworbenen Weibchen ab und beginnen sofort sich zu bekämpfen, oder sie werben beide gleichzeitig zunächst noch um das Weibchen.

Der eigenartige Kampf, mit dem sich beide Männchen zu verdrängen suchen, ist heftig und aufgeregt schnell. Er scheint aber für beide Tiere nicht gefährlich zu sein. Die Männchen berennen sich, der Körper wird dabei vom Untergrund besonders hoch abgehoben, indem sie mit schnellen, trampelnden Schritten versuchen, über den Gegner hinwegzulaufen. Oder die Tiere richten sich, auf das dritte Beinpaar gestützt, gegenseitig mit dem Vorderkörper am Gegner auf und trampeln dabei mit den beiden ersten Beinpaaren aufgeregt aufeinander ein. Als „Waffen" scheinen beim Kampf die reich mit Dornen besetzten Tibien zu fungieren.

Zwischendurch versucht immer wieder einer der Rivalen seine Werbung um das Weibchen schnell fortzusetzen. Entweder gelingt es einem der beiden Männchen mit dem Weibchen eine Kopula einzugehen, bevor es von dem anderen Männchen daran gehindert wird, oder das Weibchen bleibt unbegattet.

d. Anomales Sexualverhalten der Männchen

Werden männliche Imagines längere Zeit in einem Zuchtgefäß gehalten, ohne mit Weibchen zusammenzukommen, dann kann man beobachten, daß diese Männchen untereinander zu kopulieren versuchen. Auffallend ist dabei, daß alle Tiere eines solchen Zuchtgefäßes gleichzeitig von diesem Verhalten erfaßt werden. Ruhe in der Umgebung des Zuchtgefäßes, hohe Wärme und Dunkelheit scheinen u. a. zu den äußeren Bedingungen zu zählen, die notwendig sind, um eine solche Verhaltensweise bei den isolierten Männchen hervorzurufen. Die Tiere laufen dann sehr aufgeregt umher, betasten sich gegenseitig lebhaft mit den Fühlern oder bekämpfen sich wahllos in der oben beschriebenen Weise. Die Kopulationsversuche werden derart durchgeführt, daß ein Männchen mit hochgestellten Flügeln sein Abdomen, wie bei einer normalen Kopula mit einem Weibchen, von vorne unter ein anderes Männchen schiebt. (Eine ausführliche Werbung wurde nicht beobachtet.) Das Männchen, das die Rolle eines Weibchens übernimmt, läuft nun auch von hinten auf das Abdomen des anderen Männchens und beleckt es eifrig. Der ausgestoßene Titilator des Männchen, welches zu kopulieren versucht, findet jedoch keinen Angriffspunkt. Das obere Männchen läuft wieder vom Abdomen des unteren Männchens herunter, und beide wenden sich wieder anderen Männchen zu. Ob dabei dasjenige Männchen, welches die Rolle des Weibchens übernommen hatte, auch weiter bei anderen Männchen sich wie ein Weibchen verhält, konnte nicht beobachtet werden.

e. Der Spermatophor

Während Saupe das Vorhandensein eines Spermatophoren nicht erwähnt, finden wir bei Nutting eine Beschreibung und eine Zeichnung von der Lage des Spermatophoren im Weibchen nach der Begattung. Eigene Beobachtungen hierzu werden im folgenden wiedergegeben.

Übt man bei einem Weibchen im Anschluß an die Kopula einen leichten Druck auf das Abdomen aus, so stülpt sich zwischen weit auseinanderklaffender Subgenitalplatte und Supraanalplatte die innere Dorsalwand des Brutsackes mit den Gonapophysen und der Vagina hervor. Die Vagina selbst ist jedoch nicht direkt zu sehen. An ihrer Stelle wird ein kleines, weißes

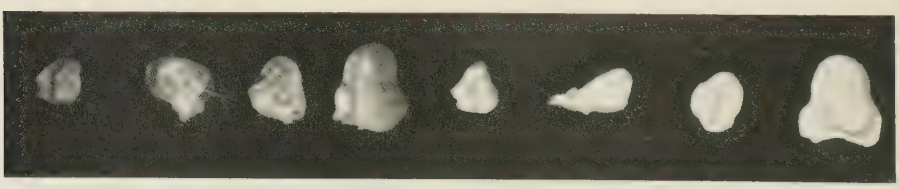


Abb. 12. Mehrere Spermatophoren in verschiedener Größe und Gestalt. (Die linken vier Spermatophoren erscheinen nach Alkoholfixierung gläsern. — Etwa 2.5fach vergr.)

Klümpchen sichtbar, der Spermatophor. Er ist von amorpher Gestalt und porzellanartig weiß, jedoch häufig noch von einer dünnen, bräunlichen Gallertschicht umhüllt.

Die Größe der gefundenen Spermatophoren schwankte zwischen 2 und 5 mm Durchmesser (siehe Abb. 12). Drückt man mit einer Pinzette seitlich

gegen den Spermatophor, dann läßt sich dieser ablösen. Er sitzt relativ fest an der Vagina. An der Seite des Spermatophoren, die der Vagina aufgesessen hat, kann man deutlich eine runde Furche erkennen. In dieser saßen die zwei halbkreisförmigen Chitinspangen der beiden Wülste der Vaginamündung. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich die Vaginawülste, nach der Übertragung des Spermatophoren, in diesen festsaugen.

Vier Tage nach der Kopula sitzt der Spermatophor immer noch der Vagina auf. Allerdings ist er etwas kleiner geworden und von einer dichteren Gallertmasse eingehüllt als zu Beginn. Nach etwa 6 Tagen ist von dem Spermatophoren nichts mehr zu sehen, und die Vaginamündung ist wieder frei. Es ist anzunehmen, daß das Weibchen die leere Hülle ausgestoßen hat.

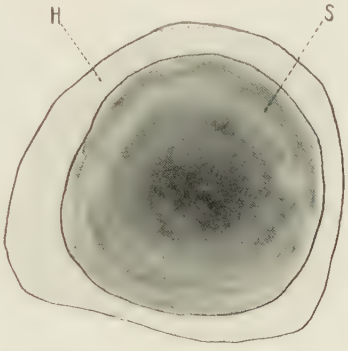


Abb. 13. Die beiden Schichten des Spermatophoren (Querschnitt, schematisch)
H = feste, weiße Schale, S = gallertartige Innenschicht mit Spermatozoen

Schneidet man einen Spermatophoren durch, dann sind deutlich zwei Schichten zu erkennen. Die äußere sehr harte, weiße Schale, und als Kern eine gallertige, glasige Masse mit den Spermatozoen. Mikroskopische Schnitte lassen innerhalb der Schale die große Menge dicht aneinanderliegender Spermatozoen mit ihren sehr langen Schwänzen erkennen.

f. Tragzeit

In den frühen Entwicklungsstadien der Ootheke läßt sich ein trächtiges Weibchen von einem nicht trächtigen äußerlich nicht unterscheiden. Beider Abdomen zeigt keinen Unterschied in der Wölbung. Allerdings läßt sich in jedem Falle feststellen, ob ein Weibchen trächtig ist, bzw. eine Ootheke gebildet hat oder nicht. Drückt man einem Weibchen auf das Abdomen, dann wird die Ootheke, falls eine vorhanden ist, am Eingang zum Brutsack sichtbar.

Öfter konnte beobachtet werden, daß Weibchen Ootheken in sehr frühem Entwicklungsstadium fast ganz ausstießen und dann wieder einzogen. Der ganze Vorgang erstreckt sich über mehrere Stunden. Die teilweise ausgestoßene Ootheke steht gewöhnlich aufrecht, d. h. die Mikropylen der beiden Eireihen weisen nach oben.

Der ganze Vorgang ist so zu erklären, daß eine im Uterus gebildete Ootheke zunächst aus diesem ausgestoßen und dann beim Zurückziehen in den Brutsack geschoben wird, wobei sie von der senkrechten in die waagerechte Lage gebracht wird. Während der weiteren Entwicklung, die sich dann im Brutsack vollzieht, behalten die Eier bzw. die Embryonen die waagerechte Lage bei. Die Mikropylen der Eier, später die Köpfe der Embryonen, liegen meist auf der linken Seite des Abdomens, in selteneren Fällen nach rechts.

Manchmal ist zu beobachten, daß ein Weibchen eine frisch gebildete Ootheke ganz ausstößt. (Gelegentlich werden diese ausgestoßenen Ootheken von den Weibchen angefressen.) Es muß angenommen werden, daß die Eier dieser Ootheken nicht befruchtet sind.

In einigen Fällen hatten auch begattete, separat gehaltene Weibchen zwischen zwei normalen Geburten eine Ootheke mit unentwickelten Eiern ausgestoßen. Wahrscheinlich waren auch diese Eier nicht befruchtet. Bei einer Anzahl von Weibchen, die von der Imaginalhäutung ab separat ohne Männchen gehalten wurden, konnte festgestellt werden, daß diese Tiere von Zeit zu Zeit eine unreife Ootheke ausstießen. Gewöhnlich trocknen diese dann ein. Mehrfach wurde beobachtet, daß vertrocknete oder verschimmelte Oothekeen teilweise aus der Genitalöffnung von Weibchen heraushingen.

Aus diesen Beobachtungen ist zu schließen, daß normalerweise die Ovarien in bestimmten Zeitabständen eine Reihe von Eiern abscheiden, die zu einer Ootheke vereinigt werden. Ist das Weibchen begattet, dann werden die Eier befruchtet und es kommt zur Entwicklung und Geburt von Jungtieren. Zwischen zwei normalen Geburten kann es vorkommen, daß die Eier einer Ootheke nicht befruchtet werden. Es entwickeln sich keine Embryonen und die Ootheke wird ausgestoßen. Bleibt aber das Weibchen von der Imaginalhäutung an unbegattet, dann stößt es von Zeit zu Zeit eine Ootheke mit unbefruchteten Eiern aus, die keine weitere Entwicklung zeigen.

Von Weibchen, die in Einzelbeobachtung genommen wurden, konnte bei 20 Tieren die zeitliche Reihenfolge und damit die Anzahl der Geburten festgestellt werden. Von sieben Tieren konnte die Zeitspanne zwischen erster Kopula und erster Geburt ermittelt werden. Eine Anzahl Weibchen brachten es, obwohl sie z. T. mehrfach begattet wurden, zu keiner Geburt von lebenden Jungtieren. Lediglich unreife Oothekeen stießen einige dieser Tiere ab und zu aus. (Entweder waren diese Weibchen steril, oder, wenn sie unreife Oothekeen ausstießen, war bei der Kopula vom Männchen kein Spermatophor übertragen worden.)

Bei jenen sieben Weibchen betrug die Zeit von der ersten Kopula bis zur ersten Geburt: 73, 73, 76, 56, 77, 98, 96 Tage. Die Zeitspanne zwischen den einzelnen Geburten beträgt im Durchschnitt 88 Tage. Von der Kopula bis zur Geburt verstreicht demnach annähernd die gleiche Zeit wie zwischen den nächsten folgenden Geburten. Daraus ist weiter zu schließen, daß kurz nach einer Geburt bereits die nächste Ootheke gebildet wird.

Mehrere Weibchen, die nach der Imaginalhäutung nur einmal begattet wurden, konnten nach unseren Beobachtungen bis zu drei Bruten hervorbringen. Das bedeutet also, daß die mit einem Spermatophoren übertragene Spermamenge zur Befruchtung der Eier von drei Oothekeen ausreicht. Weiter geht daraus hervor, daß die Spermatozoen mindestens etwa 160 Tage lebensfähig sind, wenn man annimmt, daß bereits kurze Zeit nach der zweiten Geburt die Eier der dritten Ootheke befruchtet werden.

g. Die Ootheke

Die Oothekeen von *Blaberus craniifer* Burm. sind längliche Gebilde von annähernd ovalem Querschnitt. Sie weisen in der Längsrichtung eine leichte Krümmung auf. Die Länge der Oothekeen schwankt in Abhängigkeit von der Anzahl der Eier, die sie enthalten. Von 30 ausgezählten Oothekeen enthielt die einzelne im Durchschnitt 37 Eier, bzw. Embryonen. Die kleinste Ootheke zählte 13, die größte 48 Eier. Mit der Entwicklung der Embryonen nimmt die Länge, die Breite und die Höhe der Ootheke zu. Der Zuwachs der Höhe, also die Länge der Embryonen, ist dabei am auffälligsten.

In der Ootheke sind die Eier bzw. die Embryonen senkrecht, in zwei Längsreihen angeordnet, wobei eine Eireihe zur anderen um die halbe Eibreite versetzt ist (siehe Abb. 15). Die dünnwandige Oothekenhülle umschließt die beiden Eireihen nicht vollständig. Die eine der beiden Schmalseiten bleibt offen. Dort befindet sich der apikale Pol der Eier, an dem sich der Kopf der Embryonen entwickelt. An diesem apikalen Pol der Eier bezeichnet ein krustiger Fleck auf dem Chorion die Lage der Mikropyle. Die offene Schmalseite liegt immer auf der Außenseite der Krümmung der Ootheke.

Frisch gebildete Ootheken haben eine violettbraune Farbe. Die Oothekenhülle ist sehr dünn und noch weichhäutig. Im Laufe ihrer weiteren Entwicklung nimmt sie dann einen gelbbraunen bis dunkelbraunen Farbton an und wird etwas spröder.

Die Oothekenhülle umgibt die Eier nicht nur nach außen hin, sondern sie erstreckt sich auch zwischen die einzelnen Eier. Jedes Ei hat sein eigenes Fach.

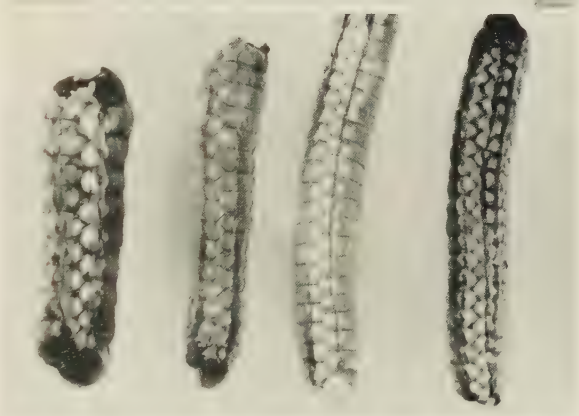
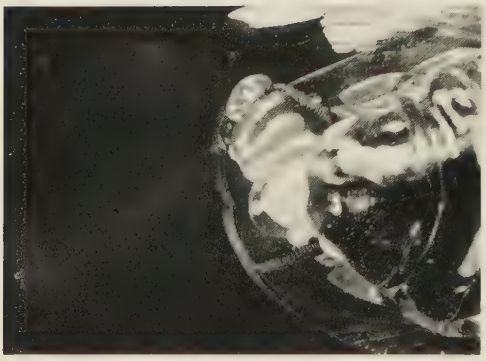


Abb. 14 (oben). Ootheken verschiedener Größe und Reifegrade. (x Ootheken mit einzelnen unentwickelten Eiern — etwa 2½mal verkleinert)

Abb. 15 (unten). Ootheken von einer Schmalseite, die nicht geschlossene Oothekenhülle zeigend. In der linken Ootheke sind die Köpfe der Embryonen mit den schwarz pigmentierten Augen zu erkennen. (Etwa 1½mal vergrößert)

Beim Heranwachsen der Embryonen beobachtet man ab und zu an einer Ootheke, daß einige oder auch viele Eier sich nicht entwikkeln. Es dürfte sich dabei um unbefruchtete Eier handeln. Sie bleiben klein und dunkel und unterscheiden sich deutlich von den wachsenden, weißen Embryonen (siehe Abb. 14). Gegen Ende der Embryonalentwicklung drücken die wachsenden Embryonen den offenen Spalt der Oothekenhülle immer weiter auseinander, bis am Ende die Köpfe der Embryonen, vom Chorion eingehüllt, aus der Ootheke hervorragen. In der letzten Phase der Embryonalentwicklung werden die Augen der Embryonen durch ihre dunkle Pigmentierung sichtbar (siehe Abb. 15).



a

b

c

Abb. 16. a—c Die Geburt von Jungtieren. a. Abdomenende eines Weibchens von der Ventralseite mit austretender Ootheke. b. Unter der Subgenitalplatte wird der Brutsack sichtbar. c. Die Ootheke ist ganz ausgestoßen, und die Jungtiere befreien sich aus Chorion und Oothekenhülle. (Vergr. 2mal)

h. Geburtsakt

Blaberus craniifer Burm. ist ovovivipar. Die Eier, zu einer Ootheke vereinigt, machen ihre Embryonalentwicklung im Brutsack des Weibchens durch. Sofort nach dem Ausstoßen der Ootheke aus dem Weibchen schlüpfen die Jungtiere (siehe Abb. 16).

Das Weibchen zeigt bei der Geburt kein auffälliges Verhalten. Durch Kontraktionsbewegungen des Abdomens beginnt es die Ootheke aus dem Brutsack nach außen zu pressen. Sobald das Eipaket aus dem Weibchen hervorkommt, erkennt man, daß die Tiere sich aktiv aus den Kokonfächern herauszuarbeiten beginnen. Dies geschieht derart, daß rhythmische Kontraktionswellen vom hinteren zum vorderen Ende des Tieres laufen. Dadurch schieben sie sich langsam aus dem Kokon heraus. Gleichzeitig ist deutlich zu beobachten, daß die Tiere Luft verschlucken. Jede geschluckte Portion Luft ist als silbriges Bläschen zu erkennen, das von den Mundwerkzeugen aus durch den Kopf, den Pharynx und den Oesophagus ins Innere des Tieres wandert. Schließlich hat sich das Tier zu zweidrittel bis dreiviertel seiner Länge aus seinem Oothekenfach herausgewunden. Bis zu diesem Zeitpunkt ist das schlüpfende Jungtier eng vom Chorion eingehüllt.

Das Luftschlucken des Tieres, das anfangs beim Austreten der Ootheke aus dem Muttertier nur ab und zu zu beobachten war, erfolgt kurz vor dem Platzen der Embryonalhaut in rascher Folge. Es ist leicht einzusehen, daß das schlüpfende Tier dadurch seinen Darmtraktus mit Luft vollpumpt und so einen immer größer werdenden Druck gegen die Embryonalhaut ausübt. Schließlich platzt diese auf.

Zuerst geschieht dies an Kopf und Prothorakalschild. Das erkennt man daran, daß das Prothorakalschild, welches bis jetzt schalenförmig dem Thorax angelegen hat, sich ausbreitet und seine endgültige, schildförmige Gestalt annimmt (siehe Abb. 17). Während nun das Tier sich aus der Embryonalhaut herausarbeitet, platzt diese weiter auf und bleibt meist mit ihrem hinteren Ende im Oothekenfach hängen.

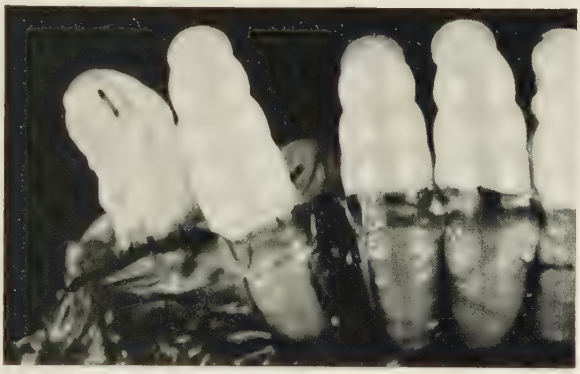


Abb. 17. Embryonen befreien sich aus der Oothekenhülle. Bei dem Tier ganz links ist das Chorion schon aufgeplatzt und das Prothorakalschild beginnt sich zu entfalten (Vergr. etwa 4,5mal)

Es kann aber auch vorkommen, daß sich ein Tier nicht vollkommen aus seiner Embryonalhaut befreien kann. Nach Erhärten ihrer Cuticula sind solche Tiere meist so verkrüppelt, daß sie weder bewegungs- noch lebensfähig sind. Sobald Thorakalschild, die beiden Flügelscheidenpaare u. das Abdomen aus der Embryonalhülle hervorkommen, wechselt ihre trübe, glasige Farbe in eine milchig weiße. Diese eintretende Farbänderung ist darauf zurückzuführen, daß sich das Tracheensystem des Jungtieres jetzt mit Luft füllt.

Hat sich das Tier vom Chorion befreit und ist Luft in das Tracheensystem eingedrungen, dann wird das Verschlucken von Luft eingestellt. (Die von NUTTING gemachte Vermutung, die verschluckte Luft würde wieder durch den Mund ausgestoßen, kann nicht bestätigt werden.)

Die geschlüpften Jungtiere, die nun bereits ihre typische Körperform angenommen haben, zeigen das bereits erwähnte milchig weiße Aussehen, das teils durch das luftgefüllte Tracheensystem, teils durch ihr Fettgewebe hervorgerufen wird. Deutlich ist das pulsierende Dorsalgefäß und teilweise der Darm-Traktus zu erkennen. Dieser ist, obwohl die Tiere noch nichts gefressen haben, mit einem schwarz-braunen Inhalt gefüllt (Abb. 18).

Das Ausstoßen der gesamten Ootheke erfolgt relativ rasch, und benötigt etwa ein bis zwei Minuten. Sobald die ganze Ootheke vom Weibchen ausgestoßen ist, haben sich bereits die ersten Jungtiere aus Ootheke und Chorion befreit.

Das Muttertier bleibt nach der Geburt ruhig neben der Ootheke und den Jungen sitzen.

Die erste Lebensäußerung der frisch geschlüpften Jungtiere besteht darin, die Reste der Ootheke (mit den Embryonalhäuten) sofort aufzufressen (siehe Abb. 18). Obwohl die Cuticula der frisch geschlüpften Tiere zu diesem Zeitpunkt noch völlig weich ist, sind sie durch die bereits beim Embryo erhärtete Kaukante der Mandibeln befähigt, die relativ harten Überreste der Ootheke zu fressen.

In fast allen von uns beobachteten Fällen haben die frisch geschlüpften Tiere die Oothekenhülle restlos aufgefressen. Nachdem dies innerhalb ver-

hältnismäßig kurzer Zeit geschehen ist, ziehen sich die Jungtiere unter ihr Muttertier zurück. Dieses verharrt längere Zeit an der Stelle, an der es die Ootheke mit den Jungtieren ausgestoßen hat. Dieses Verhalten des Muttertieres ist eine einfache Brutpflege. Das Weibchen bietet dabei seinen Jungen, deren Cuticula noch weich und empfindlich ist, lediglich Unterschlupf und Schutz.

Abb. 18. Frisch geschlüpfte Jungtiere fressen ihre Oothekenhülle auf

Nutting ist der Meinung, daß der Druck, den das Muttertier beim Auspressen der Ootheke auf die reifen Embryonen ausübt, das Luftschlucken und das Schlüpfen der Jungen stimuliert. Roth und Willis glauben, die Befreiung der Ootheke vom eng anliegenden Brutsack beim Ausstoßen würde das Schlüpfen der Embryonen anregen. Da aber beide Vorgänge, der Druck, den das Weibchen beim Ausstoßen der Ootheke auf diese ausübt, und die Befreiung vom eng anliegenden Brutsack zwangsläufig miteinander verknüpft sind, müssen beide als ein Faktor gelten, der die Schlüpftätigkeit der Jungtiere auslöst. Voraussetzung ist selbstverständlich, daß die ausgestoßenen Embryonen schlüpfreif sind. (In einigen beobachteten Fällen, in denen Ootheken mit reifen Embryonen ausgestoßen wurden, die Embryonen sich aber nicht selbständig aus den Oothekenfächern befreien konnten, muß angenommen werden, daß ein pathologischer Befund vorlag. Sehr wahrscheinlich war das Chorion mit der Oothekenhülle verklebt, was die Embryonen daran hinderte, sich aus den Oothekenfächern herauszuwinden.)

Ootheken der verschiedensten Reifegrade wurden in Petri-Schalen auf feuchtes Filterpapier gelegt. Solche Eipakete, die noch keine gut ausgebildeten Embryonen enthielten, verfaulten nach wenigen Tagen. Dagegen blieben verhältnismäßig reife Embryonen, deren Dorsalgefäß pulsierte, über mehrere Tage am Leben. Einige konnten sich auch noch aus ihrem Oothekenfach, aber nicht mehr aus dem Chorion befreien. Embryonen abgelegter, reifer Eipakete, die nicht oder nur teilweise geschlüpft waren, konnten durch leichten Druck mit den Fingern zum Schlüpfen gebracht werden.

Weiterhin konnte festgestellt werden, daß das Ausstoßen reifer Ootheken und damit die Geburt auf verschiedene Weise angeregt werden kann. Einmal stoßen trächtige Weibchen, die durch Insektizide vergiftet auf den Rücken gefallen sind, immer ihre Eipakete (reif oder unreif) aus. Enthält ein solches Eipaket schlüpfreife Embryonen, so kommt es zur Geburt von Jungtieren. Auch stoßen trächtige Weibchen, die dekapitiert oder mit CO_2 betäubt werden, gewöhnlich ihre Ootheken aus. Bei einem Weibchen, das ein Eipaket mit schlüpfreifen Embryonen in seinem Brutsack hat, ist es möglich, durch langsames Herausdrücken des Eipaketes (Abdomen zwischen zwei Fingern)

die sich dann vollziehende Geburt der Eilarven in allen Einzelheiten zu verfolgen (siehe Abb. 16).

Aus diesen und besonders aus der letzten Beobachtung ist zu schließen, daß zwar die Embryonen nach einer bestimmten Entwicklungszeit ihre Schlüpfreife erreicht haben, daß es aber von dem Muttertier abhängt, zu welchem Zeitpunkt es die Ootheke mit den schlüpfbereiten Embryonen aus dem Brutsack preßt. Dadurch ist das Weibchen in der Lage, es nur unter optimalen Außenbedingungen zur Geburt kommen zu lassen.

Hin und wieder enthalten ausgestoßene Ootheken, deren Embryonen normal schlüpfen, noch einzelne unentwickelte, nicht befruchtete Eier.

i. Äußere Gestalt des reifen Embryo

Die walzenförmige Gestalt des reifen Embryo ist durch das eng anliegende Chorion bedingt. Er ist nach seiner Ventralseite hin leicht eingekrümmt; seine Farbe ist milchig weiß. Der Kopf, die drei Thorakalabschnitte und das Abdomen sind nur durch leichte Einschnürungen voneinander abgesetzt. Von diesen drei relativ einheitlichen Körperabschnitten heben sich deutlich die drei Extremitätenpaare ab. Diese werden vom Chorion in einer besonderen Lage gehalten. Coxa und Trochanter gehen in den Thoraxabschnitt über. Sie weisen mit dem anschließenden Femur auf der Ventralseite des Embryo nach dem Abdomenende. Die Tibia biegt nach der Medianen hin um und zeigt nun, in umgekehrter Richtung wie die drei ersten Abschnitte der Extremität, wieder nach dem Kopf. Die Tarsen biegen wiederum nach der Körpermedianen um und zeigen nach dem Abdomenende. Bei der Enge des Embryonenfaches der Ootheke benötigen die derart zusammengefalteten Extremitäten den geringsten Platz.

Abb. 19. Reife Embryonen in dorsaler, ventraler und lateraler Ansicht. (Vergr. etwa 4,5mal)

Deutlich sind an den Tibien die bereits chitinisierten, schwarz-braunen Dornen zu erkennen.

Während bei den geschlüpften Tieren der Kopf vom Pronotum überdacht ist, wölbt sich dieses beim reifen Embryo um den Hals und der Kopf sitzt frei vor dem Pronotum (siehe Abb. 19). Die Lage des Kopfes ist stark opisthognath. Sehr auffällig ist die schwarze Pigmentierung der Augen. Sie bildet zu beiden Seiten des Kopfes je einen leicht s-förmig gebogenen Streifen. Auch die Mandibeln, besonders die Kaukanten, sind bereits dunkel chitinisiert.

Die Antennen liegen in ihrem basalen Teil fest am Kopf an. Sie verlaufen dabei von ihrer Ansatzstelle aus über die Mandibeln. Über die Mundwerkzeuge hinaus liegen sie frei zwischen den beiden Extremitätenpaaren.

Als auffallend ist noch das Dorsalgefäß zu erwähnen. Es zieht sich als dunkler Streifen über die ganze Länge des Abdomens bis zum ersten Thoraxabschnitt. Deutlich ist sein Pulsieren zu erkennen, das einzige Lebenszeichen des heranreifenden Embryo.

7. Die Jugendstadien

a. Anzahl der Jungtiere pro Geburt

Von insgesamt 67 registrierten Geburten entfielen im Durchschnitt auf jede einzelne Geburt 29 Jungtiere. Die höchste Anzahl der bei einer Geburt geschlüpften Tiere betrug 40, die geringste 13.

Vergleicht man den Durchschnitt von 29 Tieren je Geburt mit der durchschnittlichen Anzahl von 37 Eiern pro Ootheke (siehe oben), so ergibt sich, daß im Durchschnitt 8 Tiere oder rund 22% weniger Jungtiere im ersten Entwicklungsstadium vorhanden sind, als ursprünglich Eier je Ootheke angelegt wurden. Dieser relativ hohe Ausfall dürfte einmal auf einzelne unbefruchtete Eier und auf solche Embryonen zurückzuführen sein, die sich zwar bis zur Schlüpfreife entwickelt haben, aber nicht in der Lage sind, sich aus der Ootheke bzw. aus dem Chorion zu befreien.

b. Äußere Gestalt der Jugendstadien

Blaberus craniifer Burm. gehört als heterometaboles Insekt zu der Gruppe der Paurometabola. Die Entwicklungsstadien unterscheiden sich also in ihrer äußeren Gestalt im wesentlichen nur durch die fehlenden Flügel und das etwas anders gestaltete Prothorakalschild. Die einzelnen Jugendstadien unterscheiden sich auf den ersten Blick nur durch ihre Größe. Die Pigmentzeichnung auf der Dorsalseite bleibt, bis auf kleine individuelle Schwankungen, die gleiche. Die Gesamtfärbung der Tiere ändert sich von einem Graubraun des ersten Jugendstadiums zu einem dunklen Rotbraun im letzten Stadium, welches bis zu einem schwarzbraunen Ton variieren kann.

Frisch gehäutete Tiere haben eine rundliche, sehr flache Körperform und sind kürzer als ausgewachsene Tiere des gleichen Entwicklungsstadiums, die vor der Häutung zum nächsten Stadium stehen. Diese ausgewachsenen Tiere zeigen einen mehr walzenförmigen Körper, sind länger – bedingt durch die große Dehnungsfähigkeit der Intersegmentalhäute – und schmäler – durch die Aufwölbung der Dorsal- und Ventralseite – als frisch gehäutete.

Sehr auffallend sind bei allen Jugendstadien die großen Paranota, die sich an Pronotum und die beiden Flügelscheiden zu beiden Seiten des Abdomens anreihen.

Ein Vergleich von Länge und Breite im frisch gehäuteten Zustand mit Tieren des gleichen Entwicklungsstadiums, die kurz vor der Häutung zum nächsten Stadium stehen, läßt folgendes erkennen: 1. Der Längenzuwachs durch eine Häutung ist – zum Teil bedeutend – geringer als der Längenzuwachs durch Streckung innerhalb eines Jugendstadiums. 2. Die Breite der Larven (gemessen wurde die Breite des Mesothorax) nimmt innerhalb eines Stadiums mit dem Wachstum geringfügig ab. Dies wird durch die Aufwölbung des Körpers verursacht (siehe Tabelle 2).

Tabelle 2

Größenmessungen der Entwicklungsstadien (in mm)

(Mittelwerte von je 75 Messungen)

	Frisch gehäutet		Kurz vor der nächsten Häutung		Längenzuwachs im selb. Stad.	Abnahme der Breite im selb. Stad.
	Länge mm a	Breite mm b	Länge mm c	Breite mm d	c—a	b—d
I.	8,1	4,7	9,0	4,5	+ 0,9	— 0,2
II.	9,6 (+ 1,5)	6,4 (+ 1,7)	11,1	5,5	+ 1,4	— 0,9
III.	12,2 (+ 2,5)	7,7 (+ 1,3)	14,6	7,5	+ 2,5	— 0,2
IV.	15,0 (+ 2,8)	10,0 (+ 2,3)	17,9	9,1	+ 2,9	— 0,9
V.	18,6 (+ 3,6)	12,1 (+ 2,1)	22,4	11,1	+ 3,8	— 0,9
VI.	24,0 (+ 5,4)	15,0 (+ 2,9)	29,3	14,4	+ 5,3	— 0,6
VII.	30,0 (+ 6,0)	18,8 (+ 3,7)	37,9	18,3	+ 8,0	— 0,5
VIII.	38,8 (+ 8,9)	23,4 (+ 4,6)	44,4	21,6	+ 5,6	— 1,9
IX.	43,4 (+ 4,6)	26,6 (+ 3,2)	51,0	24,7	+ 7,5	— 1,9

Tabelle 3

Fühlergliederzahl bei den Entwicklungsstadien

(Mittelwerte von je 150 Messungen)

Jugendstadium	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Fühlerglieder	29	32	39	46	53	61	73	85	94

Wie bereits Saupe feststellte, ist eine eindeutige Zuordnung einer Larve anhand ihrer absoluten Größe zu einem bestimmten Entwicklungsstadium nicht zuverlässig genug. Die individuellen Größenschwankungen, bedingt durch das Wachstum innerhalb eines Jugendstadiums, sind zu groß.

Auch die Anzahl der Fühlerglieder gestattet keine eindeutige Zuordnung der Larven zu einem bestimmten Entwicklungsstadium, da häufig die Endglieder abbrechen.

Bereits vom 7. Jugendstadium an lassen sich anhand von morphologischen Unterschieden eindeutig männliche von weiblichen Tieren unterscheiden. Im 6. Stadium zeigen die ventralen Abdomenspitzen bei allen Tieren noch den gleichen Bau. Die geschlechtliche Differenzierung beginnt damit, daß im 7. Jugendstadium bei den weiblichen Tieren siebentes und achtes abdominales Sternit anfangen reduziert und vom sich vergrößernden sechsten Sternit überdeckt zu werden. Im 7. Stadium wird das siebente Sternit, das bereits bei allen vorangehenden Entwicklungsstadien stark reduziert ist, weiter verkleinert. Außerdem erfährt es eine Formveränderung. Das achte Sternit ist im

7. Stadium bei den weiblichen Tieren an seinem terminalen Rand in der Mitte gespalten, was bei den männlichen Tieren nicht der Fall ist.

Im 8. Entwicklungsstadium hat sich das sechste Sternit weiter vergrößert und schon teilweise über das achte Sternit geschoben, an dem noch Styli sitzen. Das siebente Sternit ist in veränderter Form noch sichtbar. Im 9. Ent-

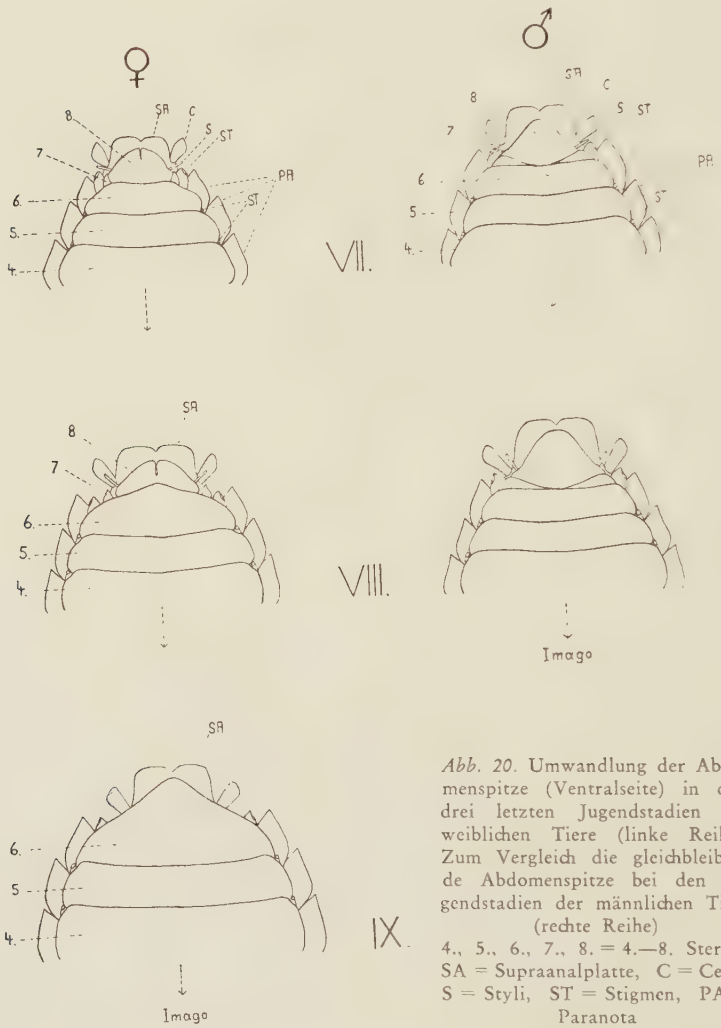


Abb. 20. Umwandlung der Abdomenspitze (Ventralseite) in den drei letzten Jugendstadien der weiblichen Tiere (linke Reihe). Zum Vergleich die gleichbleibende Abdomenspitze bei den Jugendstadien der männlichen Tiere (rechte Reihe)
4., 5., 6., 7., 8. = 4.—8. Sternit, SA = Supraanalplatte, C = Cerci, S = Styli, ST = Stigmen, PA = Paranota

wicklungsstadium endlich sind das achte Sternit und die Styli völlig verschwunden. Das sechste Sternum bildet als große dreieckige Platte den ventralen Abschluß des Abdomens. In seiner Form ähnelt er schon sehr der Subgenitalplatte der weiblichen Imago (siehe Abb. 20).

Das Abdomenende der männlichen Jugendstadien erfährt bis zur Imaginalhäutung keine morphologischen Änderungen.

c. Anzahl der Jugendstadien

Es wurde festgestellt, daß die *männlichen Tiere* sich bereits nach dem *8. Jugendstadium* zur Imago häuten. Die *weiblichen* Tiere dagegen durchlaufen bis zur Imaginalhäutung *9 Jugendstadien*. Nur in Ausnahmefällen, etwa bei schlechteren Lebensbedingungen, häuten sich die Männchen erst nach einem neuten Jugendstadium zur Imago. Ebenso können auch die weiblichen Tiere ausnahmsweise ein zehntes Stadium durchmachen.

d. Entwicklungszeiten der einzelnen Jugendstadien

Die nachstehden Angaben über die Entwicklungszeiten beziehen sich auf Ergebnisse, die an 19 Bruten mit über 550 geschlüpen Eilarven erzielt wurden. (Die Tiere befanden sich, nach Bruten und Entwicklungsstadien streng getrennt, in den eingangs erwähnten Glasschalen.)

Um gleichzeitig den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer feststellen zu können, wurden bei 22° C, 25°–26° C, 27°–28° C und bei 30° C jeweils mehrere Bruten gehalten. Bei jeder dieser Temperaturen befand sich eine Brut, die sich in einem geschlossenen Glasgefäß bei 100% relativer Luftfeuchte entwickelte. Die relative Luftfeuchte der übrigen Bruten entsprach der der Zuchtkammer, die von 40% bis 90% schwankte.

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 4 und 6 wiedergegeben. Es zeigte sich, daß die Entwickglungszeiten der Tiere, die bei 100% relativer Luftfeuchte aufgezogen wurden, keinen Unterschied zu der Aufzucht der übrigen, bei einer relativen Lufteuchte von 40% bis 90% gehaltenen Tiere aufwiesen. Die Angaben in den Tabellen beziehen sich also nur auf verschiedene Temperaturen.

Abb. 21. Die neun Entwicklungsstadien und die Imagines im natürlichen Größenverhältnis. (etwa 1/2 nat. Gr.)

Tabelle 4

Mittlere Dauer der Jugendstadien in Tagen

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII. (→ XI.)	VIII. (→ ♂♂)	IX.
30° C	17	22	20	28	29	38	33	49	91	72
27°—28° C	19	24	28	27	27	40	48	57	75	83
25°—26° C	22	23	29	36	39	42	57	58	82	93
22° C	27	35	39	48	52	59	63	74	109	183

Die Tabelle 4 zeigt eindeutig, daß *Blaberus craniifer* Burm. bei 30° C eine wesentlich schnellere Entwicklung als bei 22° C hat. Die fördernde Wirkung der hohen, beziehungsweise die verzögernde Wirkung der niedrigen Temperatur, wird besonders bei den letzten Jugendstadien deutlich.

Weiter ist aus der Tabelle 4 zu ersehen, daß der Anstieg der Entwicklungsdauer von Stadium zu Stadium zunimmt. Diese Zunahme ist jedoch nicht gleichmäßig, sondern Schwankungen unterworfen.

Tabelle 4 zeigt, daß die weiblichen Tiere, die vor der Imaginalhäutung noch ein neuntes Entwicklungsstadium durchlaufen, ein kürzeres achtes Stadium haben als die männlichen Tiere, welche sich aus dem achten Stadium zur Imago häuten. Ebenso ist das Vorimaginalstadium (IX.) der Weibchen länger als das der Männchen (Ausnahme bei 30° C). Die Gesamtdauer der Entwicklung bei den Weibchen, die ein Jugendstadium mehr haben, ist länger als bei den Männchen (siehe Tab. 6).

Die Entwicklung einzelner Tiere kann beträchtlich verzögert sein. So kommt es, daß manchmal einige Tiere einer Brut um 2 bis 3 Entwicklungsstadien hinter den gleichaltrigen nachhinken. Gewöhnlich gehen solche Tiere mit stark verzögerter Entwicklung ein.

Tabelle 5 zeigt für alle Bruten das Verhältnis von geschlüpften Jungtieren und den daraus entwickelten Imagines. Wir sehen, daß von den geschlüpften Jungtieren unter gleichen Bedingungen aller Tiere einer Brut sich ein gewisser Prozentsatz bis zur Imago entwickelt. Die Restlichen sterben im Laufe der Entwicklung. Die Entwicklung bei 27°–28° C zeigt das günstigste Ergebnis.

Tabelle 5

Anzahl geschlüpfter Jungtiere und der daraus entwickelten Imagines

	22° C	25—26° C	27—28° C	30° C	zus.
Geschlüpfte Jungtiere	37 8	34 32 37 28 37 22 33	22 37 36 39 31 36	28 40	537
Entwickelte Imagines	23 7	27 19 29 19 11 17 22	14 32 26 39 23 32	25 24 = 72,4 %	389

Die genaueren Ursachen für diese relativ hohe Sterberate konnten nicht gefunden werden. (Wie weit sie durch die unnatürliche Umwelt bei der Zucht bedingt sind, kann nicht beurteilt werden, da die Angaben über die Lebensbedingungen und die Lebensgewohnheiten von *Blaberus craniifer* Burm. in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet äußerst spärlich sind.)

In der Tabelle 6 ist die gesamte Entwicklungsdauer beider Geschlechter von der Geburt bis zur Imaginalhäutung bei den verschiedenen Temperaturen wiedergegeben.

e. Verhältnis von männlichen und weiblichen Imagines

Von 380 zu Imagines gehäuteten Tieren waren 207 Männchen und 173 Weibchen. Daraus ergibt sich ein Verhältnis von Männchen zu Weibchen von 1 : 0,84. Unsere Zucht von *Blaberus craniifer* Burm. wies also einen Überschuß an Männchen von rund 15% auf.

f. Durchschnittliches Körpergewicht der Jugendstadien

Um das durchschnittliche Gewicht der einzelnen Jugendstadien und damit die Gewichtszunahme von Stadium zu Stadium feststellen zu können, wurden für jedes Stadium mindestens 100 Tiere gewogen. Die Wägungen erfolgten nur mit ganz frisch gehäuteten Tieren, die noch keine Nahrung aufgenommen hatten.

Aus der Tabelle 7 können wir entnehmen, daß sich das Gewicht der Tiere von Stadium zu Stadium bis zum siebenten annähernd verdoppelt. Dagegen ist die Gewichtszunahme der Vorimaginalstadien und der Imagines relativ gering im Vergleich zu den jüngeren Jugendstadien.

Die männlichen Imagines und die weiblichen Vorimaginaldstadien (IX. Stadium) zeigen etwa die gleiche Gewichtszunahme. Bei den weiblichen Imagines ist dann nochmals eine beträchtliche Gewichtszunahme zu verzeichn, die im neunten Jugendstadium erfolgt. Vergleicht man nun das durchschnittliche Gewicht eines Tieres des ersten Jugendstadiums mit dem der Imagines, so ergibt sich für die Männchen eine Zunahme von 2796,3 mg oder um das rund Neunzigfache des Geburtsgewichtes, und für die Weibchen eine Zunahme von 3843,3 mg oder um rund das Einhundertzwanzigfache des Geburtsgewichtes.

Tabelle 6

Gesamte Entwicklungsdauer der Männchen und Weibchen bei verschiedenen Temperaturen (in Tagen)

	Entwicklungsdauer der Männchen	Entwicklungsdauer der Weibchen
30° C	174–211	189–220
27°–28° C	176–197	193–235
25°–26° C	186–236	223–273
22° C	236–275	294–392

Tabelle 7

Gewicht und Gewichtszunahme der einzelnen Jugendstadien

	Gewicht in mg	Gewichtszunahme in mg
I.	31,7	—
II.	50,6	18,9
III.	84,5	34,9
IV.	163,3	78,8
V.	311,8	148,5
VI.	571,8	260,0
VII.	1093,0	521,2
VIII.	1896,1	803,1
IX.	2835,5	939,4
Männ.	2828,0	931,9
Weib.	3875,0	1039,5

Wie diese enorme Gewichtszunahme in Beziehung zu der Menge des gefressenen Futters steht, wird im nächsten Abschnitt erörtert.

g. Verbrauchte Futtermenge der einzelnen Jugendstadien

Zur Ermittlung des Futterverbrauches wurden 8 Bruten mit zusammen 300 Tieren verwendet. Die einzelnen Jugendstadien blieben streng nach Alter und Brut getrennt.

Als Futter diente wieder fein gemahlener Hundekuchen, der auch bei den übrigen Zuchten Verwendung fand. Die zugegebene Futtermenge war vorher genau abgewogen und in kleinen Schälchen in die Zuchtgefäße gegeben worden. Nach Beendigung der einzelnen Jugendstadien wurde der nicht gefressene Futterrest vom Kot getrennt und zurückgewogen. Auf diese Weise war es möglich, den Futterverbrauch innerhalb der einzelnen Bruten einfach und genau zu bestimmen.

Wasser stand den Tieren in Form von nassem Zellstoff zur Verfügung.

Für jede Brut wurde nach Beendigung jedes einzelnen Jugendstadiums die gefressene Futtermenge durch die Anzahl Tiere des jeweiligen Stadiums dividiert. Dadurch ergab sich die Futtermenge, die durchschnittlich ein Tier des betreffenden Stadiums verzehrte. Am Ende resultierte dann für jedes einzelne Enwicklungsstadium der Mittelwert von allen 8 Bruten, der durschnittliche Futterverbrauch pro Tier und Stadium. In Tabelle 8 sind diese Werte in mg angegeben. Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Larven des achten Stadiums wurden nicht festgestellt.

Tabelle 8

Durchschnittlicher Futterverbrauch pro Tier in mg in den einzelnen Jugendstadien

Jugendstadium	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Durchschn. Futterverbrauch pro Tier (mg)	24	58	104	180	307	573	984	1801	2283

Ein Tier vertilgt also durchschnittlich von Geburt bis zur Imaginalhäutung, wenn es sich nach acht Jugendstadien zu einer männlichen Imago häutet: 4,031 g Futter, wobei es sein Körpergewicht im Durchschnitt von 31,7 mg auf 2828 mg erhöht. Wenn sich ein Tier nach neun Jugendstadien zur weiblichen Imago häutet, hat es 6,314 g Futter gefressen und sein Körpergewicht durchschnittlich von 31,7 mg auf 3875 mg erhöht.

Tabelle 9

Gewichtszunahme und Futterverbrauch pro Tier und Stadium

Stadium	Gewichtszunahme in mg	Futterverbrauch in mg	Steigerung des Futterverbr. in mg	in %
I.	—	24	—	—
II.	18,9	58	34	142
III.	34,9	104	46	79
IV.	78,8	180	76	73
V.	148,5	307	127	71
VI.	260,0	573	196	64
VII.	521,2	984	481	96
VIII.	803,1	1801	817	83
IX.	939,4	2283	482	27
Männ.	931,9	—	—	—
Weib.	1039,5	—	—	—

h. Die Imaginalhäutung

In ihrem Ablauf unterscheidet sich die Imaginalhäutung nicht wesentlich von den vorangehenden Häutungen der einzelnen Jugendstadien. Das Tier, welches kurz vor der Häutung steht, fällt in seinem Verhalten durch eine geringe Fluchtreaktion auf äußere Reize auf. Senkrechte Wände oder entsprechende Plätze, an denen das Tier eine senkrechte Stellung einnehmen kann, werden bevorzugt. Wie an allen Exuvien festgestellt werden kann, nehmen die Extremitäten dabei eine besondere Stellung ein. Das vordere Extremitätenpaar ist weit nach vorne gestreckt, während die beiden anderen Beinpaare in ihrer normalen Lage nach hinten gerichtet sind. Dadurch wird das Tier, und später die Exuvie, mit den Tarsenkrallen an der Unterlage verankert.

Der erste Akt der Häutung besteht in einer Aufwölbung des Abdomens. Am ausgeprägtesten geschieht das an den ersten Abdomenringen, wodurch sich eine Taille ausbildet. Gleichzeitig spreizen sich die beiden Flügeltaschenpaare deutlich vom Meso- und Metathorax ab. Dies ist eine Folge der Erhöhung des Binnendruckes des Tieres, die zur Sprengung der Exuvie führt. Bei *Blaberus craniifer* Burm. reißt diese zuerst in der Mediane des Pronotum auf. Der entstandene Spalt reißt weiter in terminaler Richtung auf, bis auch Meso- und Metatergum median gespalten sind. Währenddessen beginnt das Tier damit, sich unter starken peristaltischen Bewegungen aus der Exuvie hervorzuarbeiten. Zuerst wird im Prothorakalabschnitt der Exuvie das neue, noch weiße Pronotum sichtbar. Die aufgespaltene Exuvie wird bald durch das hervordrängende Tier auseinandergedrückt. Die Exuvie platzt nur in der Mediane der drei Thorakal-Tergite und im Nackenteil bis zur Kopfkapsel auf.

Das Tier, das sich aus der Exuvie herauszwängt, tut dies in einzelnen Schüben. Zwischendurch verharrt es in Ruhe. Die anfänglichen peristaltischen Bewegungen des Tieres gehen, wenn einmal der Thorax aus der Exuvie hervorschaut, in ein Winden abwechselnd nach links und rechts über.

Ist es dem Tier gelungen, sich soweit aus der Exuvie hervorzuwinden, daß die Extremitäten und Flügel frei sind, dann legt es größere Ruhepausen ein. Zum Schluß zieht es den hinteren Abdomenteil durch einfaches Fortlaufen aus der Exuvie.

Der ganze Vorgang der Häutung, vom Platzen der Exuvie bis zur gänzlichen Befreiung, läuft in etwa 30 Minuten ab. Wird ein Tier jedoch bei der Häutung gestört, dann kann der glatte Ablauf entsprechend verzögert werden. Häufig konnten wir in unseren Zuchtkästen Tiere beobachten, die während der Häutung stecken blieben und sich nicht ganz aus der Exuvie befreien konnten. Sie waren nicht in der Lage, sich fortzubewegen, waren in der Exuvie eingeklemmt und lebten nur noch mehrere Tage. Nicht selten werden sie in diesem hilflosen Zustand von anderen Artgenossen aufgefressen. (Tiere, die beim Häutungsvorgang stecken blieben, waren besonders dann häufig zu beobachten, wenn in den Zuchtkästen eine Übervölkerung eintrat. Der Grund für diese pathologische Erscheinung dürfte zwar mit der Übervölkerung zusammenhängen, ist jedoch nicht auf Futtermangel zurückzuführen, da dies genügend zur Verfügung stand.)

Die Exuvie wird gewöhnlich von den frisch gehäuteten Jugendstadien und Imagines ganz oder teilweise aufgefressen.

Die geschlüpften Tiere sind, trotz der weichen Cuticula sofort in der Lage, sich normal fortzubewegen. Bis auf die schwarze Augenpigmentierung, die

Mandibeln und die Dornen und Klauen der Beine ist das Tier in diesem Stadium völlig weiß. Gewöhnlich bleibt die frisch gehäutete Imago ruhig sitzen und beginnt die stark gerunzelten Flügelpaare durch Einpressen von Körperflüssigkeit zu entfalten.

Zu dem Zeitpunkt, an dem frisch geschlüpfte Imagines ihre Flügel ganz ausgestreckt haben, werden auch die ersten Zeichen der Ausfärbung der Cuticula sichtbar, mit der die Erhärtung des Exoskeletts einhergeht. Diese Ausfärbung beginnt zuerst an den Stellen, die später beim ausgefärbten Tier die stärkste Pigmentierung aufweisen. So etwa die Zeichnung auf dem Pronotum, dem Meso- und Metatergum und die Extremitäten. Es vergehen etwa sechs bis acht Stunden, bis die dunklen Pigmentierungen an der Imago ausgefärbt sind. Es sind aber weitere zehn bis zwanzig Stunden nötig, bis auch die braunen Teile der Cuticula ihre endgültige Farbe angenommen haben. Die braunen Chitinteile dunkeln jedoch in den folgenden Wochen und Monaten geringfügig nach.

8. Flugfähigkeit

Obwohl die Imagines in beiden Geschlechtern über gut ausgebildete Flügel verfügen, sind sie zu einem aktiven Flug nicht fähig.

Sehr vereinzelt konnten Flugversuche von Männchen in den Zuchtkästen beobachtet werden. Es gelingt den Tieren dabei ein Flatterflug von 20–30 cm, der mehr wie ein von den Flügeln unterstützter Sprung anmutet. Die Tegmina werden dabei waagerecht abgespreizt. Das zweite Flügelpaar führt die eigentlichen Flugbewegungen durch. Der Flug ist dem der Heuschrecken sehr ähnlich.

Weiter sind die Imagines zu einem Flatterflug fähig, wenn man sie in die Luft schleudert. Sie können durch das Flattern das Herabfallen abfangen und überwinden dabei kleine Strecken von mehreren Metern. Entsprechend fangen die Imagines das Herabfallen von Erhöhungen durch einen Flatterflug ab.

9. Kannibalismus

Kannibalismus konnte oft bei *Blaberus craniifer* Burm. beobachtet werden. Es waren fast immer frisch gehäutete Tiere, oder solche die gerade dabei waren sich zu häuten, die von ihren Artgenossen angefressen wurden. Fast in allen diesen Fällen war eine kleine Verletzung des schlüpfenden oder frisch geschlüpften Tieres, aus der Hämolymphe austrat, die Ursache, daß diese Tiere angefressen wurden. Manchmal ziehen sich die Tiere beim Häuten eine Verletzung der noch sehr weichen Cuticula zu, während sie sich aus der Exuvie befreien. Gelingt es ihnen nicht, durch heftige Bewegungen ihre Artgenossen zu vertreiben, dann beginnen diese die ausgetretene Hämolymphe aufzufressen. Dabei machen sie vor dem Tier selbst nicht halt und fressen große Löcher oder ganze Körperteile heraus. Die angefressenen Tiere bleiben in der Exuvie stecken und gehen langsam zugrunde. Bereits geschlüpften Imagines können, ohne daß sie dadurch eingehen, die noch nicht entfalteten Flügel abgefressen werden.

Kleinere Entwicklungsstadien wurden gewöhnlich nicht nur angefressen, sondern gleich ganz vertilgt. Bei separat gehaltenen Bruten fehlten manchmal Tiere, ohne daß sie entkommen sein konnten. Sie mußten also aufgefressen worden sein. Mangel an Futter oder Wasser konnte nicht der Grund zum Kannibalismus sein, da beides den Tieren genügend zur Verfügung stand.

Offensichtlich werden die Tiere durch einen besonderen Geruch der Hämolymphe und der frisch gehäuteten Körperoberfläche zum Kannibalismus gereizt. Es ist möglich, daß die Tiere ihre häufig beobachtete Gewohnheit, ihre Exuvie nach der Häutung zu verzehren, zum Kannibalismus führt.

10. Parasiten

Im Darmtraktus einiger Imagines von *Blaberus craniifer* Burm. wurden *Gregarinen* und *Nematoden* gefunden. Bei den Gregarinen, mit denen in den beobachteten Fällen die Divertikel des Mitteldarmes prall angefüllt waren, handelt es sich möglicherweise um *Gregarina blattarum*. Eine genaue Bestimmung war nicht möglich. Die Darmnematoden wurden, durch die von Herrn Prof. Dr. Stammer, Erlangen, freundlicherweise übernommene Bestimmung, als *Leidynema cranifera* (Chitwood) aus der Familie der *Thelastomatidea* (Oxyuroidea) erkannt. Eine Schädigung der Zuchten durch die Parasiten konnte nicht festgestellt werden.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

Die morphologischen und ökologischen Grundlagen des Generationswechsels monözischer und heterözischer Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel

Von Gerolf Lampel[1]

Mit 33 Abbildungen

I. Einleitung

Über die Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel gibt es zwar eine recht umfangreiche Literatur, jedoch ist diese meist älteren Datums, so daß es wünschenswert schien, das Problem einmal nach moderneren Gesichtspunkten zu bearbeiten. Das Hauptaugenmerk wurde dabei auf die postembryonale Entwicklung der einzelnen Generationen, auch der auf den Zwischenwirten, gerichtet, worüber in der Literatur fast noch gar nichts zu finden ist. Außerdem wurden Merkmale herausgearbeitet, die eine Unterscheidung der einzelnen Arten nicht nur nach der Form der Gallen ermöglichen.

Bei den in der Umgebung von München gefundenen Vertretern der Subfamilie Pemphiginae (Lichtst.) Mordw. handelt es sich um folgende Arten:[2]

1. *Pachypappa marsupialis* Koch 1856, die Mittelrippenbeutelgallen-Schwarzpappelblattlaus;
2. *Thecabius affinis* Kalt. 1843, die Blattrandgallen-Pappelblattlaus;
3. *Pemphigus spirothecae* Pass. 1860, die späte Blattstieldrehgallen-Pappelblattlaus;
4. *Pemphigus bursarius* L. 1758, die Blattstielbirngallen-Pappelblattlaus;
5. *Pemphigus populi-nigrae* Schrk. 1801, die Mittelrippenblasengallen-Pappelblattlaus;
6. *Pemphiginus populi* Courch. 1879.

Um die Häufigkeit ihres Vorkommens festzustellen, wurden stichprobenartige Gallenzählungen durchgeführt. So wurden z.B. am 22. 7. 1955 die Gallen einer Schwarzpappel am Isarufer nördlich Münchens ausgezählt. Von den 387 Gallen verteilten sich auf die einzelnen Arten:

Pemphigus populi-nigrae	257	= 66,41 %
Pemphigus bursarius	82	= 21,19 %
Pemphiginus populi	37	= 9,56 %
Pemphigus spirothecae	6	= 1,55 %
Thecabius affinis	4	= 1,03 %
Pachypappa marsupialis	1	= 0,26 %

[1] Jetzt Zoolog.-Vergleichend-Anatom. Institut der Univ. Fribourg/Schweiz.

[2] Die Bestimmung erfolgte nach Börner (1952). Die deutschen Namen stammen von Nüsslin (1913).

Andere Gallenzählungen an Schwarzpappeln erbrachten ähnliche Ergebnisse. Bei den Pyramidenpappeln, vorwiegend aus dem Stadtgebiet von München, ist die Verteilung eine andere. Hier macht *Pemphigus spirothecae* fast 98 % aus. Der Rest verteilt sich auf die übrigen Arten, v. a. auf *Pemphigus bursarius* und *P. populi-nigrae*.

Die Identität der einzelnen Arten mit den von Börner beschriebenen konnte in jedem Falle erbracht werden, und zwar bei *Thecabius affinis, Pachypappa marsupialis* und *Pemphiginus populi* vor allem durch die Form der Gallen, bei den anderen Arten durch morphologische und ökologische Merkmale:

a. Eine Verwechslung von *Pemphigus spirothecae* Pass. 1860 mit *P. protospirae* Lichtst. 1884/85 ist ausgeschlossen, da im Frühjahr keine Emigranten auftraten.
b. Eine Verwechslung von *Pemphigus bursarius* L. 1758 mit *P. pyriformis* Lichtst. 1886 ist ausgeschlossen, da Übertragungsversuche auf *Lactuca sativa* positiv ausfielen.
c. Eine Verwechslung von *Pemphigus populi-nigrae* Schrk. 1801 mit *P. dauci* Goureau 1867 ist ausgeschlossen, da die Fundatrix-Erstlarven grünschwarz und nicht rot waren.
d. Eine Verwechslung von *Pemphigus populi-nigrae* Schrk. 1801 mit *P. passeki* CB 1952 ist ausgeschlossen, da bei der Emigrans-Imago das primäre Rhinar des 5. Fühlergliedes die ganze Breite des Fühlers einnahm.

Leider herrscht in der Literatur, v. a. in der älteren, eine ziemliche Verworrenheit in der Nomenklatur. Es existieren sehr viele Synonyma, die man beim Literaturstudium berücksichtigen muß. Sie haben ihren Ursprung z. T. darin, daß früher die Zwischenwirtsformen als selbständige Arten angesehen wurden, z. T. wurden aber auch die Hauptwirtstiere doppelt benannt.

Liste der Synonyma:

Thecabius affinis Kalt. 1843 (der Gattungsname stammt v. Koch, 1856)
= *Pemphigus affinis* Kalt. 1843
= *Bucktonia affinis* Lichtst. 1886
= *Pemphigus ranunculi* Kalt. 1843
= *Thecabius populneus* Koch 1856
= *Th. agnotus* Börner u. Blunck 1916

Pemphiginus populi Courch. 1879 (Gattungsname von Börner, 1930)
= *Pemphigus populi* Courch. 1879
= *P. hederae* Horv. 1894

Pemphigus spirothecae Pass. 1860
= *Kessleria spirothecae* Lichtst. 1886
= *Byrsocrypta spirothecae* Schouteden 1903 (Gattungsname von Haliday, 1839)
= *Pemphigus tortuosus* Rudow 1875

Pemphigus bursarius L. 1758 (Gattungsname von Hartig, 1837)
= *Aphis bursaria* L. 1758, sec. Kirby and Spence 1823
= *Chermes bursarius* Burm. 1835
= *Aphioides bursaria* Rondani 1848
= *Eriosoma populi* Mosley 1841, sec. Walk. 1852
= *Pemphigus lactucarius* Pass. 1856
= *Byrsocrypta lactucarius* Schouteden 1903
= *Pemphigus glandiformis* Rudow 1875

Pemphigus populi-nigrae Schrk. 1801
= *Aphis populi nigrae* Schrk. 1801
= *A. filaginis* Fonsc. 1841
= *Byrsocrypta filaginis* Schouteden 1903
= *Pemphigus gnaphalii* Kalt. 1843
= *Pachypappa marsupialis* Koch 1856 p. 271, Nachtrag (p. 270 betrifft dagegen die echte *Pachypappa marsupialis*), sec. Courchet 1880/81
= *Pemphigus marsupialis* Lichtst. 1886

= *Byrsocrypta marsupialis* SCHOUTEDEN 1903
= *Pemphigus ovato-oblongus* KESSLER 1881

Außerdem stifteten viele Autoren auch noch dadurch Verwirrungen an, daß sie die einzelnen Arten in die verschiedensten Gallen versetzten, in die sie gar nicht hineingehören:

Thecabius affinis KALTENBACH lebt nach der Beschreibung des Autors in den „zusammengeschlagenen oder gerollten Blättern beider Pappelarten" (*Populus nigra* L. und *P. pyramidalis* ROZ.). Dieselben Erscheinungen läßt HAUSMANN (1802) durch *Aphis bursaria* L. hervorrufen.

Phemphigus spirothecae lebt nach PASSERINI „intra galles petiolares Populi nigrae in spirae modum convolutas, a vere in autumnum decendentem". In die so beschriebenen Gallen versetzten KALTENBACH (1843), RATZEBURG (1844) und RUDOW (1875) *P. bursarius* L.

P. bursarius L. wohnt nach LINNÉ „in utriculis ovatis ore perviis petiolis innatis ...", nach KIRBY and SPENCE in den „eckigen Schläuchen am Blattstiel der Schwarzpappel (Black Poplar)". Auch von den meisten anderen Autoren wird dies bestätigt, jedoch kann *P. bursarius* L. nach vielen auch noch andere Gallen hervorrufen.

P. populi-nigrae lebt nach SCHRANK „in den rothen eyförmigen Beuteln der Schwarzäspe nahe der Mittelribbe". In die von SCHRANK beschriebenen Gallen versetzten HAUSMANN (1802), KALTENBACH (1843), KOCH (1856), PASSERINI (1863) und RUDOW (1875) *P. bursarius* L., viele amerikanische Autoren *Pachypappa marsupialis* KOCH (vgl. BÖRNER 1952, p. 190).

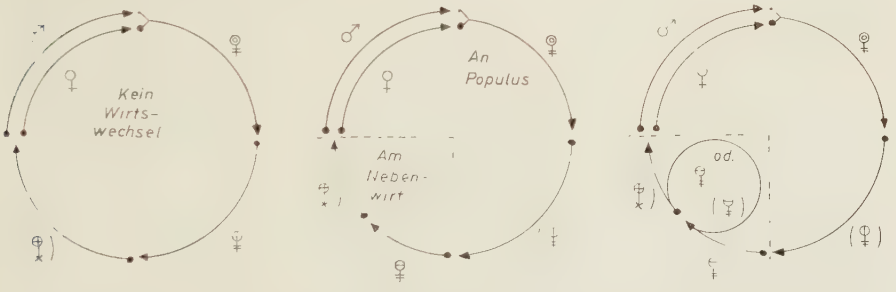
Spezialartikel über die Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel schrieben LICHTENSTEIN (1879, 1880, 1886), LÖW (1880), COURCHET (1880/81), KESSLER (1882), RUDOW (1875) und TÓTH (1939). Um die Erforschung des Wirtswechsels machten sich vor allem BÖRNER und MORDWILKO verdient. Die wichtigsten Werke für die Gallenmorphologie sind ROSS, KÜSTER, HOUARD und COURCHET. Im Rahmen von allgemeinen Aphidenwerken sind die Pemphiginen besonders gut behandelt in KALTENBACH (1843), KOCH (1856), BUCKTON (1881), VAN DER GOOT (1915), THEOBALD (1926), BÖRNER (1932 u. 1952) und MÜLLER (1955).

Bei den bearbeiteten Pemphiginen handelt es sich um monözisch-holozyklische *(P. spirothecae)* oder heterözisch-holozyklische Aphiden. Vor Beginn des Hauptteiles erweist es sich als notwendig, Namen und Zeichen der einzelnen Generationen klarzulegen. Die Pemphiginen haben (außer *P. spirothecae)* 5 Generationen im Jahre, für welche die einzelnen Autoren die verschiedensten Namen und Zeichen verwenden. Es würde zu weit führen, sie alle hier aufzuzählen. Es sei deshalb auf LICHTENSTEIN (1880a), BLOCHMANN (1889/90), NÜSSLIN (1913), DINGLER (1926) und BÖRNER (1932) hingewiesen. Die heute am häufigsten gebrauchte Nomenklatur ist die BÖRNERsche. Ich kann mich ihr jedoch aus folgenden Gründen nicht völlig anschließen: 1. Der Name „Virgo fundatrigenia" dürfte streng genommen nur der ersten auf die Fundatrix folgenden Generation zukommen. Treten geflügelte Wanderläuse erst in der zweiten oder in einer späteren Generation nach der Fundatrix auf *(Periphyllus)*, so dürften diese nicht mehr „Virgines fundatrigeniae" heißen. (Bei den Pemphiginen fällt diese Schwierigkeit allerdings weg, da hier Virgo fundatrigenia außer bei *Pemphigus spirothecae* immer = Migrans alata ist). 2. Der Name „Virgo virginogenia" ist auch unglücklich gewählt, da außer der Fundatrix eigentlich alle Generationen parthenogenetisch, „virginogen", entstehen, auch die Sexuparen. Bei diesen rechtfertigt sich jedoch ein besonderer Name dadurch, daß nur sie in der Lage sind, Geschlechtstiere hervorzubringen. Der geflügelten Frühjahrsform, der „Migrans alata" NÜSSLINS, eine ebensolche Sonderstellung zukommen zu lassen, wäre verfehlt, da geflügelte Ausbreitungsformen, „Migrantes alatae", ja bisweilen auch in der Exulisreihe auftreten (*Thecabius agnotus* BB.!). Im allgemeinen scheint die NÜSSLINsche Nomenklatur am brauchbarsten zu sein, wenn sie auch einiger Erweiterungen bedarf, da z. B. der Name „Migrans alata" für die monözischen Pemphiginen unrichtig ist. Der geeignetste Name für die BÖRNERsche „Virgo fundatrigenia" wäre „Virgo am Hauptwirt". Wenn

man die Geflügelten nach BLOCHMANN (1889/90) durch Klammerung hervorhebt, ergeben sich folgende Zeichen für die einzelnen Generationen:

⊚	=	Fundatrix
♆	=	ungeflügelte Virgo am Hauptwirt, meist fundatrigen, kann aber auch virginogen sein *(Periphyllus)*, virginopar
(♆)	=	Migrans alata – Form der Virgo am Hauptwirt, fundatrigen oder virginogen, virginopar
♆	=	Exulis = Virgo am Nebenwirt, immer virginogen, virginopar oder andropar (wirtswechselnde Aphididen)
(♆)	=	Virginopare Migrans alata – Form der Virgo am Nebenwirt
(♆)	=	Sexupare bzw. gynopare Migrans alata – Form der Virgo am Nebenwirt (Remigrans, zum Hauptwirt zurückfliegend)
♂, ♀, (♂)	=	Männchen und Weibchen. Erstere bei den Aphididen geflügelt, als Geschwister der Gynoparen entstehend

Bei den heterözischen Pemphiginen findet man davon folgende 5 Generationen: 1. Fundatrix, 2. Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt, 3. Exulis, 4. sexupare Migrans alata-Form, 5. ungeflügelte Männchen und Weibchen. Unter Umständen treten auch virginopare Migrantes alatae am Nebenwirt auf, z.B. bei *Thecabius affinis*, die eine weitere Ausbreitung der Exulis-Form bewerkstelligen, oder es kommt zur Bildung einer sogenannten „parazyklischen Nebenreihe", wie z.B. bei *Pemphigus bursarius*, d.h. auf die erste ungeflügelte Exulis-Generation folgen weitere. (Auf diese Weise ist bei manchen Formen die Anholozyklie entstanden, indem die Tiere nur noch am Nebenwirt leben.)



Pemphigus spirothecae — *Pemphigus populi-nigrae* — *Pemphigus bursarius* / *Thecabius affinis**

* Im kleinen Kreis = parazyklische Nebenreihe oder virginopare *Migrans alata*

Bei den monözischen Pemphiginen (*Pemphigus spirothecae* PASS., wahrscheinlich auch *P. borealis* TULLGR.) finden wir nur 4 Generationen:[3] 1. Fundatrix, 2. ungeflügelte Virgo am Hauptwirt, 3. sexupare „Migrans alata-Form", hier allerdings am Hauptwirt entstehend. Die Tiere fliegen nur aus den Gallen auf die Rinde der Pappeln, um hier zu gebären 4. die Geschlechtstiere. Außer der Besonderheit der Sexupara ist zu erwähnen, daß auch die 2.

[3] Die Angaben in BÖRNER (1932 und 1949) und WEBER (1935), daß die monözischen Pemphiginen nur 3 Generationen im Jahre aufweisen, entsprechen nach meinen Beobachtungen nicht den Tatsachen.

Generation eine Sonderstellung einnimmt. Sie ist keine reine Virgo am Hauptwirt, wie z. B. bei den Aphididen, sondern nimmt eine Mittelstellung zwischen der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt und der Exulis der heterözischen Pemphiginen ein. Dies geht vor allem aus der Fühleranalyse hervor, auf die im Kapitel IV. 1. (p. 353) näher eingegangen werden wird.

Zur besseren Orientierung ist auf S. 337 noch der Generations- und Wirtswechsel der 3 Haupttypen der Pemphiginen im Kreisschema angegeben (abgeändert nach Börner).

II. Material und Methodik

Das Material für die Untersuchungen stammt teils aus dem Freiland, teils aus eigenen Zuchten. Zur genauen Erforschung des Generationswechselzyklus wurden die drei häufigsten Arten, nämlich *Pemphigus bursarius* L., *P. populi-nigrae* Schrk. und *P. spirothecae* Pass., herangezogen, davon die beiden ersten als Vertreter heterözischer Arten, *P. spirothecae* Pass. als monözische Art. Die restlichen drei Arten wurden nur zum Vergleich der Rhinarien der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt benützt. Von sämtlichen Stadien wurden Dauerpräparate angefertigt. Die Einbettung erfolgte entweder nach dem Faureschen Verfahren (vgl. Roepke und Schneider-Orelli) oder über Alkohol–Xylol in Caedax. Das letzte Verfahren erwies sich vor allem für die Rhinarien-Untersuchungen als am geeignetsten.

Die Schwarzpappeltiere wurden in der Isarau zwischen München und Freising gesammelt, die von der Pyramidenpappel im Stadtgebiet Münchens. Die Züchtung erstreckte sich vor allem auf die Zwischenwirtsgenerationen. Hierfür stellten in liebenswürdiger Weise die Herren Professoren Mägdefrau und Brauner einen Platz im Gewächshaus des Botanischen Institutes der Universität München zur Verfügung. Näheres über diese Versuche im Kapitel IV, 2.

Die Fühlerzeichnungen sind nach Dauerpräparaten mit dem Abbéschen Zeichenapparat in Objekttischhöhe angefertigt. Die Larven und Imagines der Zyklen sind nach dem Leben unter dem Binokular vorgezeichnet und nach Dauerpräparaten ergänzt worden. Die Photographien der Gallen wurden mit der Praktika auf Adox-KB-14-Rollfilm aufgenommen, die der Läuse mit der auf das Zeiss-Stereo-Mikroskop der Firma Carl Zeiss, Oberkochen/Württ., aufgesetzten Contax II oder Ikonta auf Agfa-Isopan 13/10 DIN. Als Entwickler diente Fabobrom. Das Stereo-Mikroskop stellte freundlicherweise die Carl-Zeiss-Zweigniederlassung München zur Verfügung. Für Hilfe und Beratung bin ich den Herren Walter Foeller und Egon Köhler zu Dank verpflichtet.

III. Die Frühjahrsgenerationen am Hauptwirt

1. Die Fundatrix ♀

Abb. 1. Blätter von *Populus pyramidalis* Roz. mit jungen Gallen von *Pemphigus spirothecae* Pass. 20. 5. 1955

Die ersten Anzeichen der Gallenbildung konnten Anfang Mai beobachtet werden (1955), sobald sich die zarten Blättchen der Pappeln entfaltet hatten. Die Gallen werden durch Stiche der Erstlarven (L_1) hervorgerufen, und zwar können nur diese die Pflanzen zu den Gewebewucherungen veranlassen. Alle Versuche, von späteren Stadien Gallen hervorrufen zu lassen, schlugen fehl, im Gegensatz zu den Behauptungen Haracsis (1938). Die

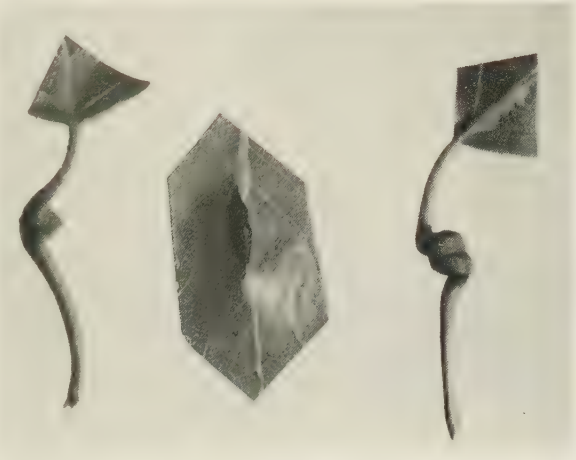
Abb. 2. Blatt von *Populus nigra* L. mit junger Galle von *Pemphigus bursarius* L. 20. 5. 1955

a b

Abb. 3a u. b. Blätter von *Populus nigra* L. mit jungen Gallen von *Pemphigus populi-nigrae* Schrk. 20. 5. 1955. a von oben, b von unten

für die einzelnen Arten charakteristischen Gallen des Fundatrix-Stadiums sind in den Abb. 1–4 wiedergegeben. Die Tiere der Fundatrix-Generation sind durch den Besitz von 4 Fühlergliedern und zwei Augen aus je 3 Ommatidien in allen Larven- und im Imaginalstadium gekennzeichnet.

Die jungen L_1 schlüpfen Ende April aus den in Rindenrissen versteckten Wintereiern. Sie sind bei *Pemphigus spirothecae* (P. sp.) anfangs grauschwarz, besonders solange sie noch nicht mit der Nahrungsaufnahme begonnen haben. Mit zunehmender Bildung der Galle zeigt die Farbe jedoch dann eine Tendenz zu grün hin, so daß die sehr langlebigen P.sp.-L_1 (ca. 3–4 Wochen) kurz vor der ersten Häutung bräunlichgrün gefärbt sind. Im Gegensatz zu der P.sp.-L_1 sind die L_1 der migrierenden Arten, *Pemphigus* (P.b.) und *Pemphigus populi-nigrae* (P.pn.), sehr kurzlebig. Sie häuten sich schon ca. eine Woche nach begonnenem Saugen. Es ist anzunehmen, daß sie etwa eine Woche vor dem Seßhaftwerden geschlüpft sind. Die Fig. 1 und 6 auf den Tafeln 1 und 2, die L_1 aus schon



a b c

Abb. 4a-c. Junge Gallen stärker vergrößert von: a *Pemphigus bursarius* L., b *Pemphigus populi-nigrae* Schrk., c *Pemphigus spriothecae* Pass. 20. 5. 1955

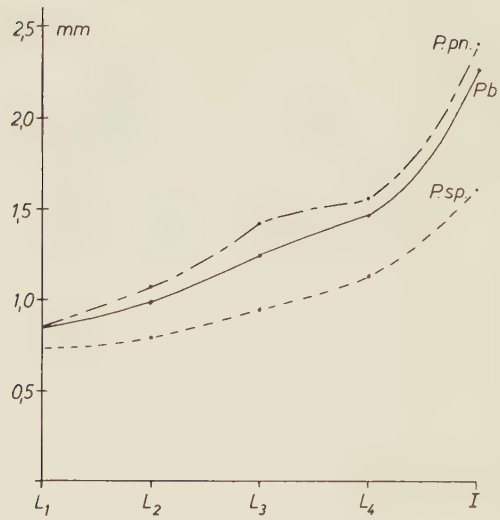


Abb. 5. Durchschnittliche Körperlängen der Stadien der ♀-Generation

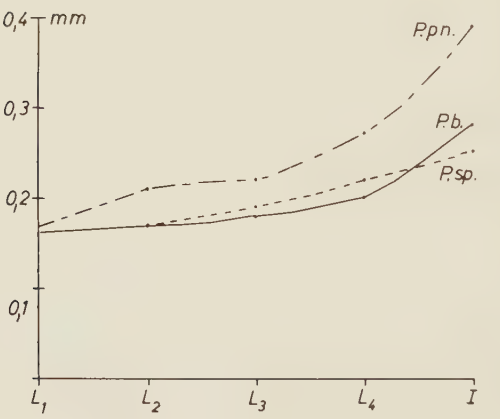


Abb. 6. Durchschnittliche Fühlerlängen der Stadien der ♀-Generation

einige Tage alten Gallen zeigen, veranschaulichen deutlich die schnellere Entwicklung der migrierenden Art (P.b.): Der Rüssel, der bei P.sp. sehr lang bis über das dritte Beinpaar hinausreicht, reicht infolge des schnelleren Wachstums bei der gleich alten P.b.-L_1 nur noch bis zwischen das dritte Beinpaar. Außerdem ist letztere etwas größer.

Die Farbe der P.pn.-L_1 ist grauschwarz wie bei der P.sp.-L_1. Sie erhält sich fast bis zur ersten Häutung, tendiert jedoch am Ende nach graugrün. Bei P.b. geht sie schon eher in ein helleres Grün über. Die Extremitäten, der Kopf und die Fühler der L_1 sind bei allen Arten fast schwarz. Charakteristisch für die Fundatrix-L_1 sind 2 Knopfhaare an den zweiten Tarsengliedern (sie finden sich allerdings auch bei den ♀- und (♀)-L_1), die reichlichere Beborstung an den Fühlern sowie die besondere Länge dieser und der übrigen Borsten. Die Rückenborsten sind in 6 symmetrischen Längsreihen angeordnet: In 2 Spinalreihen, die rechts und links neben der Rükkenmitte verlaufen, 2 Marginalreihen an den Körperseiten und 2 Pleuralreihen, die jeweils zwischen Spinal- und Marginalreihe verlaufen. Die Rückenborsten sind nur bei der Fundatrix-L_1 in besonderen Chitinplatten verankert. (Tafel 1, Fig. 1a, Tafel 2, Fig. 6a.) Die Wachsdrüsen sind bei der Erstlarve nur schwer zu erkennen und deshalb in die Tafelfiguren nicht mit eingezeichnet. Sie müssen aber zumindest kurz vor der Häutung schon vorhanden sein, da schon die L_1 etwas Wachs produziert.

Die weitere Entwicklung der Fundatrix-Generation geschieht nach der Tendenz, die oben schon angedeutet wurde und für nicht migrierende und migrierende Arten verschieden ist:

a. Die nicht migrierende Art (P.sp.) entwickelt sich langsamer und bleibt auch in der Größe wesentlich hinter den migrierenden Arten zurück.
b. Die migrierenden Arten (P.b. und P.pn.) entwickeln sich schneller und werden auch viel größer.

Dies verdeutlichen die Zahlen der Tabelle 1a und die beiden Abb. 5 und 7. Während die ♀-Imago von P.sp. nur eine Maximalgröße von 2 mm erreicht, erreichen die Imagines von P.b. eine von 2,6 und von P.pn. eine von 3 mm. Die ersten Jungen der 2. Generation konnten im Jahre 1955 bei P.sp. erst am 26. 6., bei P.pn. am 4. 6. beobachtet werden. Die letzten lebenden Fundatrix-Imagines wurden bei P.sp. am 3. 9., bei P.pn. am 17. 7. und bei P.b. am 4. 7. gefunden.

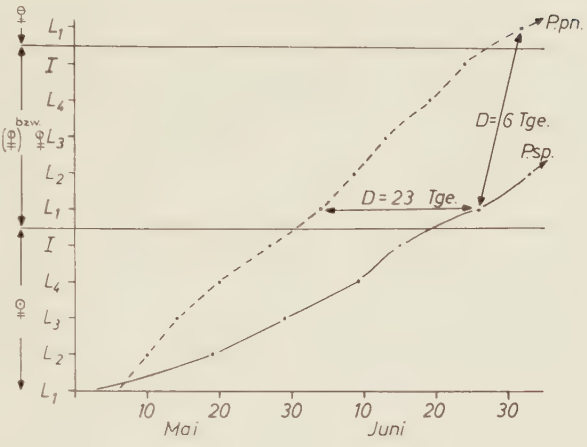


Abb. 7. Erstfunde der Stadien der Frühjahrsgenerationen

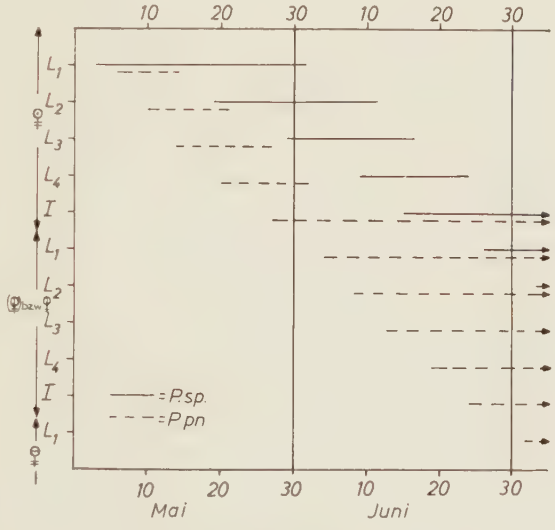


Abb. 8. Zeitliche Verteilung der Stadien der Frühjahrsgenerationen

Im einzelnen ist noch folgendes zu sagen:

Die Färbung bei den L_2 und L_3 ist ein helles Grün mit Gelbtönen. Kopf, Fühler und Extremitäten sind stets etwas dunkler gefärbt als die übrigen Körperteile. Die helle Tönung erhält sich bei P.sp. und P.b. auch in L_4 und I (Imago) (bei der Imago geht sie nach dem Gebären allerdings etwas ins Bräunlich-Olivgrüne über, besonders bei P.b.), P.pn. schlägt dagegen wieder in die Farbe der L_1 zurück. Schon die P.pn.-L_4 zeigt gegen Ende ihres Daseins graugrüne Töne, die besonders bei der Imago dann in ein Dunkelblaugrün übergehen können. Meist wird die Farbe, besonders in den älteren Stadien, von den Wachsabscheidungen überdeckt, die in Fadenbündeln von den Wachsdrüsenplatten produziert werden. Die Wachsdrüsenplatten finden sich in Längsreihen auf dem Rücken der Tiere. Sie liegen in der Fundatrix- (und auch in der ♀- und (♀)-)Generation in der Regel hinter bzw. neben den Rückenborsten (Tafel 1, Fig. 2a und 3a, Tafel 2, Fig. 7a, 8a, 9a und 10a), jedoch konnte ich besonders auf den hinteren Abdominalsegmenten beobachten, daß mit zunehmender Vergrößerung des Wachsdrüsenfeldes dieses allmählich die Rückenborste umgreift, so daß sie schließlich innerhalb der Wachsdrüsen-

platte entspringt. Die Marginalborsten zeigen übrigens ab L_2 eine Tendenz zur Verdoppelung bzw. auf den hinteren Abdominalsegmenten sogar zur Vervielfachung. Die Wachsdrüsenplatten finden sich in der Fundatrixgeneration in folgender Anordung: Prothorax 4, Meso- und Metathorax und Abdominalsegmente 1–6 je 6, Abdominalsegment 7 2–4 Wdr. Die Farbangaben beziehen sich nicht auf frisch gehäutete Tiere, sondern auf ältere, denen das Wachs entfernt wurde. Die Wachsabscheidung beginnt immer erst eine Weile nach der Häutung. Am stärksten ist sie bei der alten ♀-I (Tafel 1, Fig. 5a). Siphonen fehlen sämtlichen Fundatrix-Tieren.

Die Körperform ist bei L_1 etwa zigarrenförmig. Ab L_2 kommt zur Verlängerung noch eine Verdickung hinzu. Die breiteste Körperstelle (diese ist in Tabelle 1a unter Breite angegeben), bei L_2 noch im hinteren Drittel, verlagert sich allmählich nach vorn (vgl. Tafel 1 und 2), so daß die reife Imago, von oben gesehen, etwa elliptisch aussieht. Nach dem Gebären erfolgt dann eine Schrumpfung des Abdomens.

Die relativen Rüssellängen (Rüssellänge/Körperlänge), die früher gern als Ausdruck des Entwicklungsstadiums angegeben wurden, sind zu diesem Zwecke nur bedingt zu gebrauchen. Zwar nehmen sie von der L_1 bis zur I allmählich ab, jedoch lassen sich keine festen Werte für die einzelnen Stadien angeben. Ungefähr kann man sagen: Der Rüssel endet bei L_1 hinter oder zwischen dem 3. Beinpaar, bei L_2 und L_3 zwischen dem 2. und 3. Beinpaar, bei L_4 zwischen dem 2. Beinpaar und bei I zwischen dem 1. und 2. Beinpaar.

Etwas besser zur Unterscheidung der einzelnen Stadien sind die Fühlerlängen geeignet (s. Tab. 1b). Außerdem können diese zur Artdiagnose mit herangezogen werden. An Hand der Fühlerlänge (und auch des färberischen Verhaltens) kann der P.pn. eine Sonderstellung zugebilligt werden: Während sowohl die gesamte Fühlerlänge als auch die Länge der einzelnen Glieder bei P.sp. und P.b. ungefähr gleich sind, erreichen sie bei P.pn. immer höhere Werte, was besonders bei der P.pn.-Imago auch schon bei grober Betrachtung ins Auge fällt: Der Fühler der ♀-P.pn.-Imago hat eine Durchschnittslänge von 0,39 mm, der der ♀-P.sp.-Imago eine solche von 0,25 mm und der der ♀-P.b.-Imago eine solche von 0,28 mm.

Mit Hilfe der Länge der Fühlerglieder und der Körperlängen kann man also die 3 untersuchten Arten in jedem Stadium der Fundatrix-Generation auseinanderhalten. Die monözische Art P.sp. ist leicht an der Körpergröße von den heterözischen Arten zu unterscheiden. Letztere sind eindeutig an den Fühlerlängen zu identifizieren (vgl. Abb. 5 und 6).

2. Die Migrans alata (♀)

Die Migrans alata – Form der Virgo am Hauptwirt, nach Blochmann auch „Emigrans" genannt, kommt nur bei den heterözischen Pemphiginen vor. Bei den monözischen Arten findet man nur die ungeflügelte Hauptwirtsvirgo, die sowohl ökologisch als auch morphologisch eine Art Zwischenstufe zwischen der Migrans alata und der Exulis der migrierenden Arten einnimmt. Ich stelle sie unter das Kapitel der Sommergenerationen, da der Beginn ihres Auftretens zeitlich etwa mit dem Auftreten der ersten Exulis-Larven zusammenfällt (vgl. Abb. 8).

Die ersten (♀)-L_1 treten Anfang Juni auf. Sie werden laufend von der ♀-Imago geboren, die im Verlaufe des Juni und auch noch im Juli etwa

Tabelle 1

a. Maße der einzelnen Stadien der Fundatrix-Generation

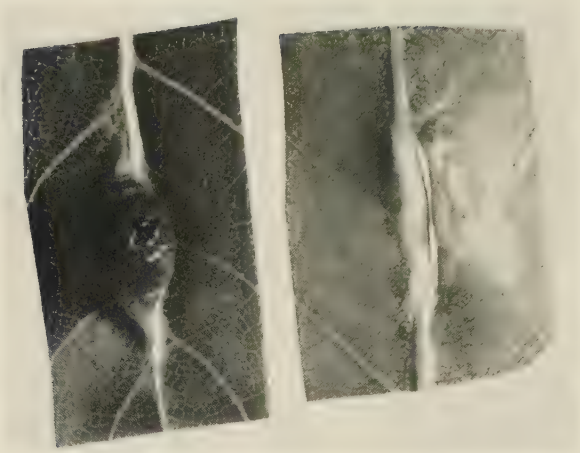
	Länge in mm von	bis[1]	Durchschn.[2]	Breite in mm von	bis	Durchschn.
L_1						
P. sp.	0,53	0,84	0,72	0,24	0,43	0,33
P. b.	0,77	0,91	0,84	0,34	0,43	0,38
P. pn.	0,62	1,06	0,85	0,29	0,48	0,36
L_2						
P. sp.	0,72	0,91	0,79	0,34	0,43	0,38
P. b.	0,86	1,13	0,99	0,48	0,58	0,52
P. pn.	0,86	1,25	1,07	0,48	0,62	0,56
L_3						
P. sp.	0,82	1,08	0,95	0,46	0,62	0,54
P. b.	1,06	1,44	1,25	0,58	0,84	0,71
P. pn.	1,23	1,54	1,42	0,72	0,96	0,84
L_4						
P. sp.	1,01	1,30	1,13	0,67	0,82	0,74
P. b.	1,34	1,63	1,46	0,67	1,06	0,88
P. pn.	1,34	1,73	1,55	0,74	1,01	0,92
I						
P. sp.	1,10	1,97	1,60	0,82	1,25	1,00
P. b.	1,73	2,64	2,27	1,34	1,73	1,61
P. pn.	1,58	3,02	2,40	1,06	2,02	1,63

b. Fühlerglieder (Durchschnittswerte) in mm

	1	2	3	4	Gesamt[3]
L_1					
P. sp.	0,04	0,04	0,03	0,06	0,16
P. b.	0,04	0,04	0,03	0,06	0,16
P. pn.	0,04	0,04	*0,05*	0,05	0,17
L_2					
P. sp.	0,04	0,04	0,03	0,07	0,17
P. b.	0,04	0,04	0,04	0,06	0,17
P. pn.	0,04	0,04	*0,05*	*0,08*	*0,21*
L_3					
P. sp.	0,04	0,04	0,05	0,07	0,19
P. b.	0,04	0,04	0,04	0,06	0,18
P. pn.	0,04	*0,05*	*0,06*	*0,08*	*0,22*
L_4					
P. sp.	0,04	0,05	0,06	0,08	*0,22*
P. b.	0,04	0,04	0,05	0,07	0,20
P. pn.	0,04	0,05	*0,08*	*0,10*	*0,27*
I					
P. sp.	0,04	0,05	0,07	0,09	0,25
P. b.	0,04	0,05	0,10	0,10	0,28
P. pn.	0,04	*0,07*	*0,15*	*0,13*	**0,39**

[1] Die große Spanne kommt einmal durch die Variationsbreite, zum anderen dadurch zustande, daß die Tiere weichhäutig sind und deshalb kontinuierlich wachsen. — [2] Der Durchschnitt ist nicht das Mittel aus kleinstem und größtem Wert, sondern das Mittel aus einer größeren Zahl von Untersuchungen. — [3] Der Gesamtwert ist der aus der Addition der Okularmikrometereinzelwerte *vor* der Umrechnung.

120–140 Junge zur Welt bringt. Die ersten geflügelten (♀)-Imagines konnten bei P.pn. am 24. 6., bei P.b. am 26. 6. beobachtet werden (s. Abb. 7 und 8). Der Abflug der (♀)-I aus den Gallen verteilt sich auf etwa 4 Wo-



a b

Abb. 9a u. b. Reife Gallen von *Pemphigus populi-nigrae* Schrk. stärker vergrößert. 19. 7. 1955. a von oben, b von unten

Abb. 10. Reife Gallen von *Pemphigus bursarius* L., die mittlere mit Ausflugloch. 19. 7. 1955

a c b

Abb. 11a-c. Reife Gallen von *Pemphiginus populi* Courch. a u. b von dorsal; a vor, b nach dem Öffnen. c von ventral

chen. Am 22. 7. waren die meisten Gallen schon völlig verlassen und enthielten nur noch tote alte Fundatrix-Imagines und Exuvien, mit dem Kotballen zu einer einheitlichen Masse verklumpt. Früher zerbrach man sich lange den Kopf, wohin die (♀)-Imagines fliegen. Hausmann schrieb 1801 bei P.b., daß sie „ihre mütterliche Wohnung verlassen, um auf anderen Blättern neue Kolonien zu gründen". Erst Lichtenstein (1880c) brachte den Gedanken auf, daß sie zu einem krautigen Zwischenwirt überwandern. Später wurde dies, v. a. von Mordwilko (1907), bestätigt.

Die für die Periode der Migrans alata-Form charakteristischen Gallen sind in Abb. 9–11 wiedergegeben. Die Imagines verlassen die Gallen bei P.b. durch eine kleine Öffnung an der Spitze der Galle (Abb. 10 Mitte), die sich später zu einem breiten Spalt erweitert, bei P.pn. in ähnlicher Weise durch den primären Spalt auf der Blattunterseite. Bei *Pemphiginus populi* Courch. wächst dieser jedoch völlig zu (Abb. 11c), und die geschlossene Galle öffnet sich durch Reißen oberhalb der Blattspreite (Abb. 11b).

Die (♀)-L1 besitzt 4 Fühlerglieder, 2 Augen

aus je 3 Ommatidien und 2 Knopfborsten an den 2.Tarsengliedern. Sie ist bei der Geburt überall beinahe farblos und wird nach und nach rein grünlich. Ihr Körper ist gestreckt und im hinteren Drittel etwas verdickt. Zum Unterschied von der ♀-L_1 besitzt die (♀)-L_1 (und auch die ♀-L_1) keine Verankerungsplatten für die Rückenborsten, aber Reste von 2 Siphonen auf dem 5. Abdominalsegment in Gestalt kleiner Porenringe. Diese erhalten sich über sämtliche Larvenstadien bis ins Imaginalstadium (vgl. Tafel 3 und 4).

Im Verlauf der weiteren postembryonalen Entwicklung sind neben der Körperlänge besonders die Fühlerglieder, die Augen und die Flügelscheiden charakteristisch für die einzelnen Stadien.

In L_1 sind von den 6 Fühlergliedern der Imago die beiden Grundglieder 1 und 2 und die Glieder 3 und 6 vorhanden (s. Tabelle 2b).

Abb. 12a u. b. Pemphigus bursarius-(♀)-L_1
a von dorsal, b von ventral

In L_2 beginnt das 3. Glied sich zu zerschnüren. Die Abtrennung des Gliedes 5 wird meist noch vor der Häutung vollendet, evtl. kann sogar schon eine 2. Einschnürung angedeutet sein (s. Abb. 13a). Zur Diagnose der L_2 kann man aber im allgemeinen sagen: 4–5 Fühlerglieder. Vor den 3 Ommatidien beginnt bei den älteren L_2 auf jeder Seite das spätere Komplexauge, sich durch eine rote Färbung anzudeuten. Das 2. und 3. Thorakalsegment zeigt deutlich kleine Ausbuchtungen, die beginnende Flügelscheidenbildung (Abb. 13).

Abb. 13a u. b. Pemphigus bursarius-(♀)-L_2
a von dorsal, b von ventral

Spätestens zu Beginn der L_3 beginnt die Abtrennung des 4. Fühlergliedes vom 3. Sie ist meist schon vor der 3. Häutung vollendet. Fühlerdiagnose für L_3: 5 -6 Fühlerglieder. Die Anlage des Komplexauges hebt sich jetzt deutlich als eine rote Erhöhung vor dem Triommatidium ab (Tafel 3, Fig. 13). Die Flügelscheiden treten bei L_3 schon deutlich hervor, erreichen jedoch noch nicht die Ausmaße von L_4 (Abb. 14).

In L_4 ist der Fühler in die 6 endgültigen Glieder zerlegt. Die Komplex-

augen haben sich ausgefärbt. Die Ommatidien desselben sind jetzt deutlich als schwarze Punkte zu erkennen. Das Triommatidium ist zum Anhang des Komplexauges geworden, zum „Postommatidium". Unter Umständen ist in L_1 auch schon die Anlage des Stirnauges zu erkennen. Die Flügelscheiden haben sich wesentlich vergrößert, was aus der Angabe der Körperbreite in Tab. 1a hervorgeht. (Die Körperbreite ist bei L_3 und L_4 in Höhe der Flügelscheiden gemessen.)

Abb. 14a u. b. Pemphigus bursarius-(♀)-L_3
a von dorsal, b von ventral

Die Imago hat 6 Fühlerglieder, von denen vor allem das 3. eine wesentliche Verlängerung gegenüber L_1 erfahren hat (s. Tab. 2b). Neben dem Komplexauge und dem Postommatidium sind noch 3 Nebenaugen vorhanden, das Stirnauge und je 1 Auge dorsal neben dem Komplexauge (s. Tafel 3, Fig. 15). Die Körperbreite hat wieder abgenommen, weil die Flügel sich entfaltet haben. Die Flügel weisen das typische *Pemphigus*-Geäder auf: Vorderflügel mit Radius, einfacher Media und 2 Cubitalästen, Hinterflügel mit Radius und 2 Cubitalästen.

Abb. 15a u. b. Pemphigus bursarius-(♀)-L_4
a von dorsal, b von ventral

Die Körperform der einzelnen Larven wird weitgehend durch die Flügelscheiden geprägt. Der Prothorax, in L_1 noch in Einheit mit dem Kopf, wird allmählich zu einer Art „Hals" zwischen dem Kopf und den die Flugmuskeln bergenden Thorakalsegmenten 2 und 3. Die Körperbreite erreicht niemals die Ausmaße wie bei der Fundatrix, da die (♀) viel weniger Embryonen beherbergt, etwa $^1/_4$ soviel wie die ♀. Die (♀) hat ja nicht nur die Aufgabe der Erzeugung von Nachkommen, sondern auch die des Überfliegens zum Zwischenwirt. So ist das Verhältnis von Körperlänge

zu Körperbreite in den einzelnen Stadien etwa gleichbleibend. Der Körper ist stets langgestreckt und nie kugelig.

Die Färbung ist bei L_2 und L_3 hellgrün. Beine, Fühler und Rüssel sind grau-bräunlich. Die Flügelscheiden der L_3 sind weißlich. Bei der L_4 sind der Hinterleib, der Kopf und der Hals dunkelolivgrün, bei P.b. etwas heller. Meso- und Metathorax und Flügelscheiden sind gelb. Bei der Imago finden wir vorwiegend dunkle Töne. Meso- und Metathorax zeigen dorsal wie ventral glänzend schwarze, reich skulpturierte Chitinplatten zum Schutz der Flugmuskulatur[4].

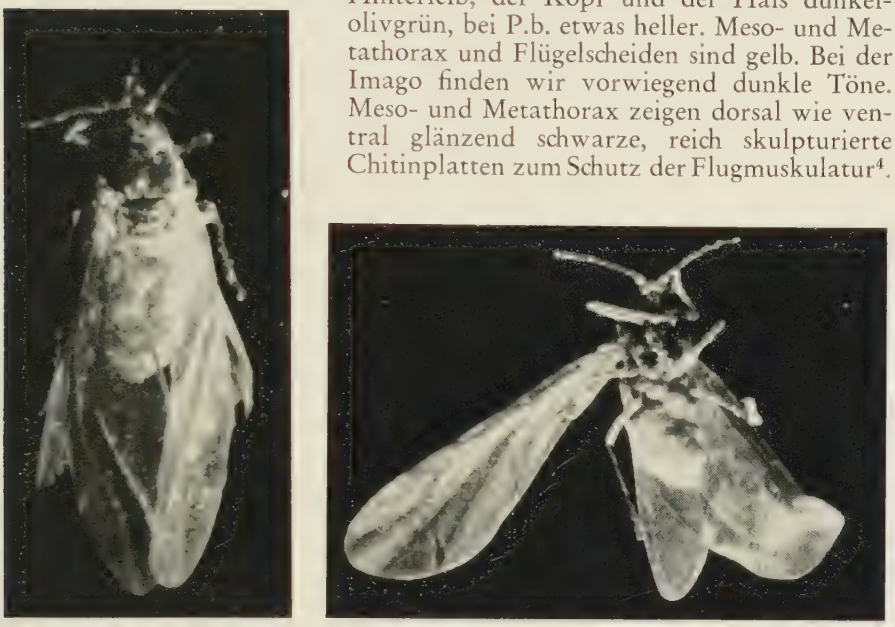


Abb. 16a u. b. Pemphigus bursarius-(♀)-Imago. a von dorsal, b von ventral

Auch Kopf, Hals, Fühler und Beine sind dunkler geworden. Nur der Hinterleib ist etwas heller als der übrige Körper, etwa wie bei der L_4 gefärbt.

Die Wachsdrüsen wurden bei L_2, L_3 und L_1 in folgender Anordnung gefunden: Abdominalsegmente (1) – 2 – 3 je 2 Marginaldrüsen, Abdominalsegmente 4–6 je 6, Abdominalsegment 7 2–4, Abdominalsegment 8 0–2 Wdr. Bei L_1 und I konnten die Wdr. nicht genau erkannt werden. (Die I produziert fast gar kein Wachs mehr, die L_1 fast noch keins.)

Die Rückenborsten entspringen wie bei der Fundatrix neben oder vor den Wachsdrüsen.

Der Rüssel reicht bei L_1 bis zwischen das 3. Fußpaar oder über dasselbe hinaus, bei L_2 bis zwischen das 2. und 3. Fußpaar, bei L_3 bis zwischen das 2. Fußpaar oder kurz hinter dasselbe. Bei L_4 endet er auf dem Basissternit 2 kurz vor der Quernaht, bei der I ebenfalls auf dem Basissternit 2, aber etwas weiter vorn.

Zur Artdiagnose dienen bei der Migrans alata vor allem die Fühler. Die Körperlängen sind hierzu nicht zu gebrauchen, da ihr Abstand voneinander zu gering ist, wenn auch P.pn. wie in der ♀-Generation in der Regel etwas größer ist (s. Tab. 2a). Zur Diagnose dienen in den Larvenstadien besser die Fühlerlängen (s. Tab. 2b), im I-Stadium außerdem noch die Rhi-

[4] Über die Nomenklatur der einzelnen Teile siehe Weber (1935).

narienzahlen. Außer den sonst ständig vorkommenden 2 Hauptrhinarien am letzten und vorletzten Fühlerglied weisen die (♀)-Imagines nämlich noch sekundäre Rhinarien auf, deren Zahl eine ziemlich artkonstante Variationsbreite hat.

Die Messungen der Rhinarienzahlen ergaben für P.pn. und P.b. folgende Werte: (r = rechter, l = linker Fühler.)

Tabelle 2

a. Maße der einzelnen Stadien der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt

	Länge in mm von	bis	Durchschn.	Breite in mm von	bis	Durchschn.
L_1						
P. b.	0,58	0,84	0,69	0,24	0,38	0,31
P. pn.	0,53	0,77	0,63	0,24	0,38	0,30
L_2						
P. b.	0,82	1,06	0,89	0,34	0,48	0,41
P. pn.	0,96	1,23	1,08	0,50	0,72	0,56
L_3						
P. b.	1,06	1,54	1,25	0,53	0,72	0,63
P. pn.	1,15	1,63	1,35	0,58	0,86	0,72
L_4						
P. b.	1,30	1,68	1,44	0,62	0,77	0,68
P. pn.	1,34	1,73	1,51	0,72	0,91	0,82
I						
P. b.	1,44	1,92	1,73	0,48	0,72	0,63
P. pn.	1,44	2,40	1,93	0,48	1,06	0,81

b. Fühlerglieder (Durchschnittswerte) in mm

	1	2	3	4	5	6	Gesamt
L_1							
P. b.	0,04	0,04	0,05	—	—	0,08	0,21
P. pn.	0,04	0,04	*0,09*	—	—	*0,10*	*0,26*
L_2							
P. b.	0,04	0,04	0,05	—	0,03	0,10	0,26
P. pn.	0,04	0,05	*0,08*	—	*0,05*	0,11	*0,32*
L_3							
P. b.	0,04	0,05	0,09	0,04	0,06	0,13	0,41
P. pn.	0,04	0,05	*0,11*	0,05	0,06	0,13	*0,45*
L_4							
P. b.	0,04	0,05	0,12	0,04	0,09	0,14	0,48
P. pn.	0,05	0,06	*0,14*	*0,06*	0,08	0,15	*0,53*
I							
P. b.	0,05	0,06	0,18	0,08	0,11	0,16	0,64
P. pn.	0,05	0,06	*0,24*	*0,11*	0,11	0,16	*0,74*

Tabelle 3

Rhinarienzahlen der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt

Nummer des Tieres	a. P. pn. Fühlerglied 3	4	5	6	b. P. b. Fühlerglied 3	4	5	6
1 r	8	3	3	?	10	4	4	4
l	8	4	2	6	10	4	4–5	5
2 r	?	4	3	6	9	2	2	4
l	?	5	5	6	9	3	4	4

Nummer des Tieres		a. P. pn. Fühlerglied 3	4	5	6	b. P. b. Fühlerglied 3	4	5	6
3	r	8	4	3	6	9	2	?	?
	l	9	5	3	5–6	9	3	?	?
4	r	9	6	3–4	6	8	3	3	4
	l	9	5	3	6	9	4	4	5
5	r	14	6–7	6–7	7	7–8	3	2	2
	l	14	6	6–7	8	8–9	3	3	3
6	r	13–14	5	6	7–8	10–11	3	4	4
	l	14–15	5	7	6	11	3	3–4	4
7	r	10	3–4	4	?	10	3	3	4
	l	11	4	5–6	4	9	3–4	4	4
8	r	14	3–4	5	?	10	3	2	4
	l	10–11	5	6	?	10	3	3	3–4
9	r	14	5	6	6	10	4	3	5
	l	15–16	6–7	6	7	10	2	4	4
10	r	12	3	5	5	9	3	2–3	4
	l	14	3	6	5	9–10	4	2	4
11	r	11–12	3	4–5	5	8	4	2–3	3
	l	12–13	4	5	?	8	3	3	5
12	r	12	4	5	?	11	3	3	5
	l	12	4–5	5	4	10–11	2	4	5–6
13	r	12	5–6	5	6	9–10	4	3	4
	l	12	4	5	5	10	3	3	4–5
14	r	11–12	3	5	?	10	2	3	6
	l	11–12	4	4	5	11	3	3	5–6
15	r	8	3	3	5	7	3	2	?
	l	9–10	3	3	6	9	2	2	5
16	r	10	3	3	7	7	3	3	3
	l	10	5	4	7	9	3–4	4	3
17	r	10	4	4	7	7	3	3	3
	l	9	4	3	7	9–10	3–4	4	3
18	r	9	3	7	5	11	3	3	?
	l	9	3	4	7	10–11	3–4	4	5
19	r	10	3	5	7	8	4	4	4
	l	8	4	4	5	8	2	3	5
20	r	9	3	3	6	11–12	4	4	6
	l	10	3	5	5	12–13	4	3	5–6
21	r	10	4	4	7	8–9	4	6	5
	l	9	3	3	6	10–11	4	3	2
22	r	10	4	4	6	9	4	4	4
	l	11	3	5	5	12	3	3–4	4
23	r	8	3	3	6	9	2	3	4–5
	l	8	3	4	5	9–10	3	2	2–3
24	r	12	3	?	?	9	3	5	5
	l	9	5	3	7	9	3	3	3
25	r	9	4	4	6	9–10	3	4	4–5
	l	9	5	4	5	10	3	4–5	5
26	r	10	3	4	5	10–11	4	4	4
	l	9	4	4	6	11	3	4	?
27	r	9–10	5	4	7	10	3	5	5
	l	8	3	4	5	9	3	4–5	4–5
28	r	9	4	4	6–7	9–10	3	4	5
	l	10	4	4	7	9–10	2–3	3	5
29	r	6–7	3	3	5	10	3	4	5
	l	7–8	3	4	5	9	3	?	?
30	r	11	4	5	5	9	2	2	1
	l	9	3	4	6	8	2	4	1

Anmerkung: Rhinarien von weniger als $^1/_2$ Fühlerbreite wurden nur $^1/_2$ bewertet.

Für die einzelnen Varietäten der Rhinarienzahlen ergibt dies folgende Häufigkeit: (Von Doppelwerten ist immer der 1. genommen.)

3. Fühlerglied	Var.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
P.pn. (58)		1	1	8	16	11	6	7	1	6	1
P.b. (60)		–	4	8	23	17	6	2	–	–	–
4. Fühlerglied	Var.	1	2	3	4	5	6	7			
P.pn. (60)		–	–	25	19	12	4	–			
P.b. (60)		–	11	35	14	–	–	–			
5. Fühlerglied	Var.	1	2	3	4	5	6	7			
P.pn. (59)		–	(1)^{I}	15	20	14	7	2			
P.b. (57)		–	10	22	22	(2)^{II}	(1)^{III}	–			
6. Fühlerglied	Var.	1	2	3	4	5	6	7	8		
P.pn. (52)		–	–	–	(2)^{IV}	18	18	13	1		
P.b. (54)		2	3	8	21	18	(2)^{V}	–	–		

Vernachlässigt man die eingeklammerten Zahlen, da sie ziemlich weit außerhalb der mathematischen Streuung[5] liegen (I um 1,17, II um 0,80, III um 1,80, IV um 0,97 und V um 0,87 Stufen; $\sigma_I = \pm 1{,}1207$, $\sigma_{II} = \sigma_{III} = \pm 0{,}8652$, $\sigma_{IV} = \pm 0{,}8993$, $\sigma_V = \pm 1{,}088$), so erhält man folgende Rhinarienformeln für

	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
P.pn.:	(6-7)-8-**9**-10-14-(15)	**3**-**5**-6-(7)	**3**-**5**-6-(7)	**5**-**7**-(8)
P.b. :	(7)-8-**9**-**10**-11-(12)	2-**3**-**4**	2-**3**-**4**	(1-2)-3-**4**-**5**

Die fetten Zahlen treten in über 20% der Fälle auf, die nicht besonders gekennzeichneten in 10–20% und die eingeklammerten in weniger als 10% der Fälle.

Mit den beiden Formeln kann man alle in der Tabelle 3 angegebenen Tiere mit Ausnahme von P.b. Nr. 20 einwandfrei diagnostizieren, da die Rhinarienzahlen des rechten und des linken Fühlers eines Tieres nie völlig gleich sind. Wie man bei der Diagnose vorgeht, soll am Beispiel des P.pn.-Tieres Nr. 15 gezeigt werden:

1. Die 3. Fühlerglieder weisen nicht die für P.pn. charakteristischen Rhinarienzahlen über 12 auf. Es kann also sowohl P.pn. als auch P.b. sein.

[5] Unter der mathematischen Streuung versteht man die mittlere Abweichung vom Mittelwert, die sich nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma\, p \cdot a^2}{n}}$ errechnet. Dabei ist p die Zahl der Häufigkeit jeder Varietät, a die Abweichung jeder Varietät vom Mittelwert und n die Summe aller p-Werte. Als Beispiel soll das von Nr. IV ausgerechnet werden. Zunächst braucht man die Summe von p. a^2.

Sie ist für die Varietät 4 : $2 \cdot 1{,}87^2 = 6{,}9938$
für die Varietät 5 : $18 \cdot 0{,}87^2 = 13{,}6242$
für die Varietät 6 : $18 \cdot 0{,}13^2 = 0{,}3942$ $\quad \Sigma\, p \cdot a^2 = 42{,}0588$
für die Varietät 7 : $13 \cdot 1{,}13^2 = 16{,}5997$ $\quad n = 52$
für die Varietät 8 : $1 \cdot 2{,}13^2 = 4{,}5369$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{42{,}0588}{52}} = \pm \sqrt{0{,}8088} = \pm 0{,}8993$$

2. Die 4. und 5. Fühlerglieder weisen weder die für P.b. charakteristische Rhinarienzahl 2, noch die für P.pn. charakteristischen Rhinarienzahlen über 4 auf. Es kann also beides sein.

3. Von den 6. Fühlergliedern weist das linke die nur für P.pn. charakteristische Rhinarienzahl 6 auf. Das Tier ist also ein P.pn.-I.

Die Formeln für die übrigen 3 Arten wurden auf die gleiche Weise wie die von P.pn. und P.b. gewonnen:

3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
Pemphiginus populi COURCH.:			
(3)-**4**-**7**-(8)	(1)-**2**-**3**-(4)	1-**2**-**3**	**1**-(2)
Thecabius affinis KALT.:			
12-**13**-**15**-(16-18)	(3-4)-**5**-**6**-7-(8-9)	(4-5)-**6**-**7**-8-9-(10)	(6)-7-**8**-**10**-11
Pachypappa marsupialis KOCH:			
7-**8**-**9**-(10)	(1)-**2**-(3-4)	**1**-(2)	**1**

Tabelle 4

Übersicht über die Rhinarienzahlen der Imagines der Migrans alata am Hauptwirt

nach THEOBALD (England, 1926), VAN DER GOOT (Holland, 1915), COURCHET (Frankreich, 1880–84), SILVESTRI (Italien, 1939), MORDWILKO (Rußland, 1907), ZWÖLFER (Süddeutschland, 1952–54) und eigenen Untersuchungen (Süddeutschland, 1954–56)

	a. *Pemphiginus populi* Courch.			
	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
COURCHET	5	2	2	1
eigene Unters.	3–8	1–4	1–3	1–2
	b. *Pemphigus bursarius* L.			
	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
THEOBALD	8–14	2–6	2–5	5–6
v. d. GOOT	10–12	3–5	6–8	8–10
COURCHET	7	2	1	1
SILVESTRI	9–12	3	3	3–5
ZWÖLFER	8–11	3–4	3–6	2–6
eigene Unters.	7–12	2–4	2–4	1–5
	c. *Pemphigus populi-nigrae* Schrk.			
	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
THEOBALD	13–18	3–7	4–7	4–6
v. d. GOOT	8–14	3–4	4–6	5–7
COURCHET	10	4	3	4
MORDWILKO	13–16	4–5	4–5	7–8
eigene Unters.	6–15	3–7	3–7	5–8
	d. *Thecabius affinis* Kalt.			
	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
THEOBALD	12–20	4	7–10	4–5
v. d. GOOT	25	6–7	7	4–5
COURCHET	18	4	7	4
MORDWILKO	?	?	7	9
ZWÖLFER	16–30	4–9	4–11	0–8
eigene Unters.	12–18	3–9	4–10	6–11
	e. *Pachypappa marsupialis* Koch			
	3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
eigene Unters.	7–10	1–4	1–2	1

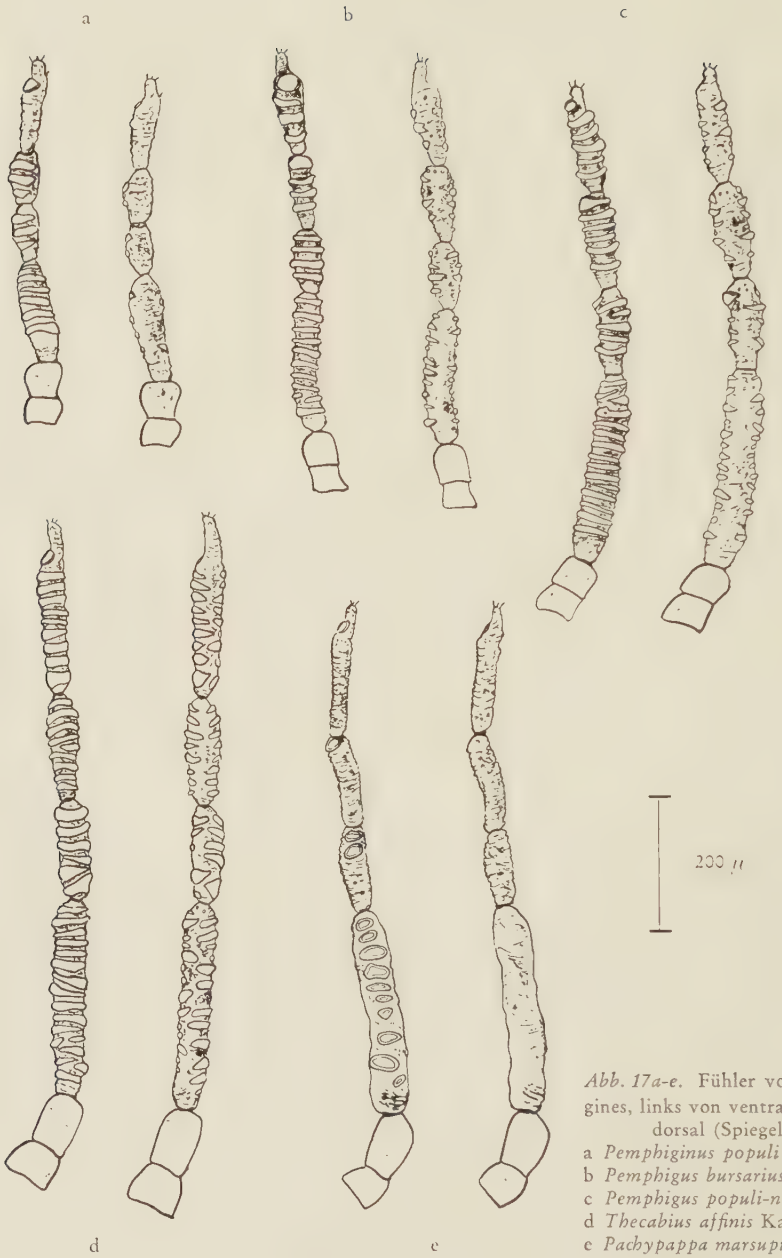


Abb. 17a-e. Fühler von (♀)-Imagines, links von ventral, rechts von dorsal (Spiegelbild)
a *Pemphiginus populi* Courch.
b *Pemphigus bursarius* L.
c *Pemphigus populi-nigrae* Schrk.
d *Thecabius affinis* Kalt.
e *Pachypappa marsupialis* Koch

Hier bereitet die Unterscheidung keine so großen Schwierigkeiten (s. Abb. 17), zumal auch die Fühlerlängen und Rhinarienformen sowie die Körpergrößen ziemlich unterschiedlich sind. Die Körpergröße steigt bei den 5 untersuchten Arten ungefähr proportional mit der Fühlerlänge und der Rhinarienzahl an (abgesehen von *Pachypappa marsupialis*, die aber auch

statt der sonst vorhandenen streifenförmigen mehr ovale Rhinarien besitzt), wobei sich folgende Reihe ergibt:

	Pemphiginus populi	P.b.	P.pn.	Thec. aff.	Pachyp. mars.
Durchschn. Körperlänge:	1,87 mm	1,73 mm	1,93 mm	2,25 mm	3,24 mm
Durchschn. Fühlerlänge:	0,57 mm	0,64 mm	0,74 mm	1,06 mm	0,99 mm
Maximale Rhinarienzahl:	17	25	37	48	17

Mit den gefundenen Rhinarienformeln kann man zumindest die süddeutschen Schwarz- und Pyramidenpappel – Pemphiginen meist einwandfrei bestimmen. Ob die Abweichungen von den von anderen Autoren früher gefundenen Rhinarienwerten dadurch bedingt sind, daß die Variationsbreiten in den einzelnen geographischen Populationen verschieden sind, sei hiermit zur Diskussion gestellt.

IV. Die Sommergenerationen

1. Die ungeflügelte Virgo am Hauptwirt ♀

Die ungeflügelte Virgo am Hauptwirt wurde sehr lange nicht als eigene Form erkannt. Noch 1949 gab Börner für die monözischen Pemphiginen nur 3 Generationen an, obwohl schon frühere Autoren (Kessler 1882, Ross 1932, Tóth 1939) deren 4 gefunden hatten. Meine Untersuchungen (1954–56) bestätigen das letztere.

Die ersten ♀-L1 wurden am 26. Juni beobachtet. Die weiteren ♀-Tiere werden im Verlaufe des Juli und August von der ♀-Imago geboren, insgesamt etwa 80. Da sie ab Ende Juli – im Alter von ca. 1 Monat – bereits selbst wieder gebären, findet man dann in den Gallen (Abb. 18) sämtliche Larvenstadien der 2., der ♀-, und der 3., der (♀)-Generation nebeneinander. Kessler schrieb über die Sexupara: „Die charakteristischen Körpermerkmale dieser 2. (Tochter-) Generation in ihren ersten Entwicklungsstadien festzuhalten, ist unmöglich, weil das Stammtier zu der Zeit, in welcher seine erstgeborenen Jungen auch anfangen zu gebären, selbst noch gebiert, so daß die jüngsten Geschwister der älteren mit den Kindern dieser von gleichem Alter sind und in Menge zusammen an einem und demselben Orte leben. Erst später ist eine Unterscheidung durch die Anfänge der Flügelansätze möglich." Ich selbst habe mich lange bemüht, einen charakteristischen Unterschied

Abb. 18. Mittelreife Gallen von *Pemphigus spirothecae* Pass. 19. 7. 1955

zwischen der ♀-L_1 und der (⚤)-L_1 herauszubekommen und glaube, ihn in folgenden 3 Merkmalen gefunden zu haben:

	♀-L_1	(⚤)-L_1
1.	Siphonenreste a. d. 5. Abdominalsegment.	Diese fehlen.
2.	Knopfborsten an den 2. Tarsengliedern.	Diese fehlen.
3.	Rückenborsten entspringen *vor* d. Wachsdrüsen.	Rb. entspr. *in* d. Wdr.

Die von Tóth, p. 302, angegebenen Unterschiede in den Fühlerlängen konnte ich nur in bezug auf die ♀-L_1 bestätigen (♀-L_1 : 0,16 mm, ♀-L_1 : 0,21 mm, (⚤)-L_1 : 0,22 mm). Die Fühler der Sexupara-L_1 sind zwar im Durchschnitt etwas länger als die der ♀-L_1, aber nur um 0,01 mm. Zum Unterschied zur ♀-L_1 fehlen der ♀-L_1 außerdem die Verankerungsplatten der Rückenborsten.

Die einzelnen Larvenstadien der Virgo am Hauptwirt ähneln sich äußerlich sehr und sind im wesentlichen nur durch Größe und Fühlergliederlänge auseinanderzuhalten.

Tabelle 5

a. Maße der einzelnen Stadien der ungeflügelten Virgo am Hauptwirt von *Pemphigus spirothecae* Pass.

	Länge in mm			Breite in mm		
	von	bis	Durchschn.	von	bis	Durchschn.
L_1	0,58	0,82	0,70	0,26	0,43	0,32
L_2	0,79	1,03	0,86	0,38	0,48	0,41
L_3	0,86	1,20	1,01	0,48	0,72	0,55
L_4	1,15	1,39	1,20	0,67	0,75	0,71
I	1,32	1,61	1,37	0,74	0,84	0,79

b. Fühlerglieder (Durchschnittswerte) in mm

	1	2	3a	3b	4	5	Gesamt
L_1	0,04	0,04	0,05	—	—	0,08	0,21
L_2	0,04	0,04	0,04	—	0,03	0,09	0,24
L_3	0,04	0,04	0,05	—	0,04	0,10	0,26
L_4	0,04	0,05	0,07	—	0,04	0,10	0,30
I	0,04	0,05	0,06	0,03	0,05	0,10	0,34

Eine Färbung ist bei den neugeborenen Erstlarven noch nicht vorhanden. Erst nach und nach tritt ein Hellgrün bis Hellgelb auf. Extremitäten, Kopf, Fühler und Rüssel sind etwas dunkler gefärbt. In L_2 und L_3 bleibt die Färbung hellgelblich. In L_4 wird das Gelb zu einem schmutzigen Gelbgrau bis Gelbbraun, das auch bei der I nach dem Entfernen des Wachses sichtbar ist.

Die Wachsdrüsen finden sich in etwa derselben Anordnung, wie sie bei der Migrans alata gefunden wurde: Thorakalsegment 1 und 2: 0, Thorakalsegment 3: 0–2, Abdominalsegment 1 und 2: je 2–4, Abdominalsegment 3: 2–6, Abdominalsegment 4–6: je 6, Abdominalsegment 7: 4–6, Abdominalsegment 8: 0–4 Wdr.

Die Rückenborsten entspringen vor oder neben den Wachsdrüsen. Siphonenreste sind in sämtlichen ♀-Stadien vorhanden.

Die Körperform ist bei L_1 länglich-zigarrenförmig. Bei den späteren Formen nimmt die Breite niemals die Ausmaße der Fundatrix an, auch die

Länge der Fundatrix wird nicht erreicht (vgl. Abb. 19 und 20). Im allgemeinen ist die ♀ etwas schlanker als die ♀. (Breite/Länge bei der ♀-Imago 1: 1,6, bei der ♀-Imago 1: 1,75.) Sie gebiert auch nicht so viele Junge wie die Fundatrix, sondern nur etwa 30. Der Rüssel reicht bei der L_1 bis zwischen oder hinter das 3. Beinpaar. Bei der L_2 und der L_3 endet er zwischen dem 2. und 3., bei der L_4 und der I zwischen dem 2. Beinpaar.

Die Augen sind in allen Larvenstadien und in der Imago gleich. Es sind Triommatidien.

An Fühlergliedern finden wir: in der L_1 4, in der L_2 4–5, in der L_3 und L_4 5 und in der I 5–6 (s. Tab. 5b). Vor allem an Hand der Zahl der Fühlerglieder rechtfertigt sich eine Zwischenstellung der ungeflügelten Virgo am Hauptwirt zwischen der Migrans alata und der Exulis der migrierenden Arten. (Vgl. auch Abb. 21–23.) Die ♀-L_1 stimmt in der Fühlergliederzahl mit der (♀)-L_1 und der ♀-L_1 völlig überein. Die ♀-L_2 verhält sich wie die (♀)-L_2, indem sich eine Zerschnürung des 3. Gliedes anbahnt, während bei der ♀-L_2 eine solche noch nicht zu erkennen ist. Die ♀-L_3 hat die Fühlergliederzahl 5, die (♀)-L_3 5–6, die ♀-L_3 4–5. Die ♀-L_4 stimmt in der Fühlergliederzahl 5 mit der ♀-L_4 überein, während die (♀)-L_4 schon 6 Fühlerglieder aufweist. Die Imago der ♀ endlich hat wieder eine deutliche Mittelstellung von 5–6 Fühlergliedern zwischen den 5[6] der ♀-I und den 6 der (♀)-I. Die Angaben verschiedener Autoren (KESSLER, VAN DER GOOT), daß die ♀-I 6 echte Fühlerglieder hat, konnte ich nie bestätigt finden. Ich konnte

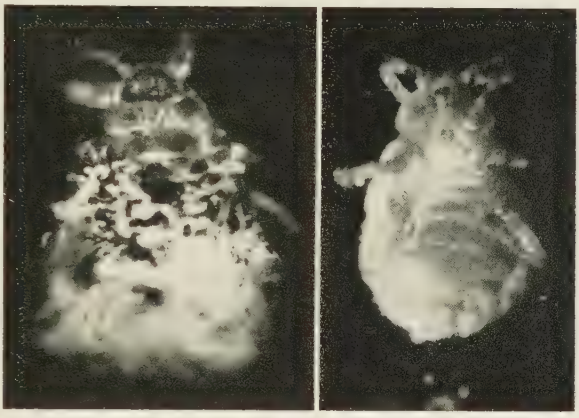


Abb. 19a u. b. Pemphigus spirothecae-♀-Imago
a von dorsal, b von ventral

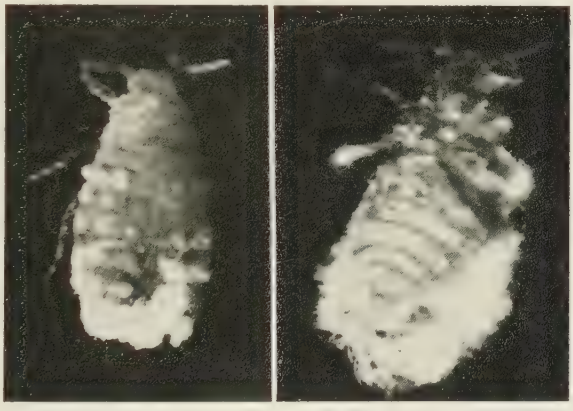


Abb. 20 a und b. Pemphigus spirothecae-♀-Imago
a von dorsal, b von ventral

[6] Nur in einem einzigen Fall bei P. b. fand ich 5–6.

immer, auch bei sehr alten ♀-Imagines, nur eine leichte Einschnürung des 3. Gliedes feststellen. Von den anderen Merkmalen sprechen die Siphonenreste, die Knopfborsten der L_1, der Ursprung der Rückenborsten und das Verhalten der Wdr. für eine nähere Beziehung zur (♀), die Länge der Fühler und das zeitliche Auftreten für eine solche zur ♀.

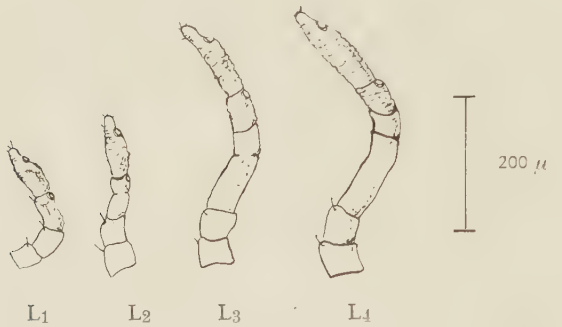


Abb. 21. Fühler der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt von *Pemphigus bursarius* L.

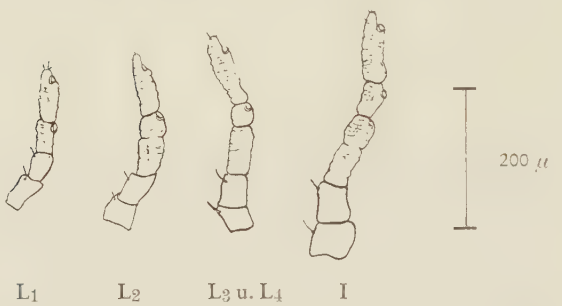


Abb. 22. Fühler der Virgo am Hauptwirt von *Pemphigus spirothecae* Pass.

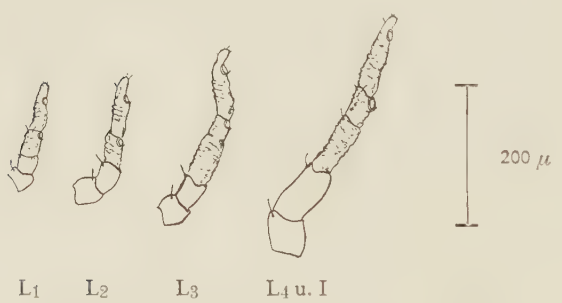


Abb. 23. Fühler der Exulis von *Pemphigus bursarius* L.

2. Die Exulis am Nebenwirt ♀

Bei günstigen Witterungsverhältnissen verlassen die Migrans alata – Imagines der heterözischen Pemphiginen die Gallen am Hauptwirt und fliegen zu der krautigen Neben- oder Zwischenwirtspflanze über. Für die untersuchten Arten werden in der Literatur (Börner, Buckton, van der Goot, Mordwilko, Theobald) als Zwischenwirtspflanzen angegeben:

Für P.b.: *Cichorium endivia* L., *Lactuca sativa* L., *Sonchus oleraceus* L., *Lampsana*, *Crepis*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Achillea*, *Anthemis cotula* L., *Rumex*, *Chenopodium album* L., *Cheiranthus cheiri* L., *Melilotus*, *Euphorbia* und *Daucus*[7].

Für P.pn.: *Gnaphalium silvaticum* L., *G. uliginosum* L., *Filago arvensis* L., *F. minima* Fries und *F. germanica* L.

Ich fand P.b. im Freien an *Taraxacum officinale* Weber und an *Hieracium pratense* Tausch, P.pn. an *Gnaphalium silvaticum* L. Zum Studium

[7] Die Angabe „Daucus roots“ von Theobald (1926) dürfte auf einer Verwechslung von P. b. mit *P. dauci* Goureau 1867 oder *P. passeki* CB. 1952 beruhen. Vgl. Börner (1952).

der Morphologie und Biologie der Zwischenwirtstiere benützte ich aber v. a. eigene Zuchten. Besonders gut gelang die Zucht von P.b. an *Lactuca sativa* L. P.pn. wurde an *Gnaphalium uliginosum* L. gezogen. Hier gelang die Zucht nicht so gut, aber die erzielten wenigen Kolonien reichten doch aus, um Vergleiche anstellen zu können.

Zur Technik der Züchtungsversuche sei noch Folgendes gesagt: Die Pflanzen wurden zu je 5 in Fulguritkästen mit nach außen vorspringendem oberen Rand gezogen (Innenmaße 60 × 13,5 × 13 cm), *Lactuca sativa* in gekalkter Lauberde mit einem pH von 6,2, *Gnaphalium uliginosum* in sandiger Moorerde mit einem pH von 4,0. Sie wurden als Sämlinge eingesetzt. Die Übertragungsversuche wurden in der 2. Julihälfte ausgeführt. Zu diesem Zwecke wurden Gallen, die geflügelte (♀)-Tiere enthielten, geöffnet an die Pflanzen gelegt. Um ein Wegfliegen der Tiere zu verhindern, wurden über die Salatpflanzen ca. 3–4 Tage lang Weckgläser von 2 l Volumen gestülpt. Es genügte dabei, nur 2 Pflanzen jedes Kastens (insgesamt wurden 8 Kästen belegt) mit Gallen zu versorgen, da die ♀-Tiere dann in der Erde auch die Wurzeln der übrigen Pflanzen befielen. Bei den oberirdisch lebenden P.pn.-Tieren konnte dieses Verfahren nicht angewandt werden. Hier wurden auf die Fulguritkästen 21 cm hohe, mit Gaze bespannte Holzrahmen gesetzt, die genau in das Innere des vorspringenden oberen Randes der Kästen paßten. Z. T. wurden der besseren Lichtverhältnisse wegen nur 15 cm hohe Holzrahmen verwandt, mit 8 cm herausragenden Holzstäben in den Ecken, über die dann erst die Gaze gespannt wurde. Die so mit Rahmen versehenen Kästen mußten mehrere Male mit P.pn.-Gallen belegt werden, ehe sich unter den Blütenköpfchen einige Kolonien junger ♀-Tiere bildeten. In 5 von 8 Kästen wurden die Pflanzen von den Tieren überhaupt nicht angenommen.

An den Zwischenwirtspflanzen setzen die (♀)-Weibchen in sehr kurzer Zeit 20–30 junge ♀-L_1 ab. Diese winzigen, unter $^1/_2$ mm langen Tiere wandern dann zu ihrem endgültigen Standort, die P.b.-Tiere an die Wurzeln unter der Erde, die P.pn.-Tiere in entgegengesetzter Richtung unter die Blütenköpfchen, wo sie charakteristische Einrollungen der Blätter verursachen. Bei starkem Befall bilden die Kolonien später wollige Büschel an der Pflanze. Zum Studium der P.b.-Tiere wurden alle 10 Tage einige Salatpflanzen mit dem gesamten Wurzelballen ausgegraben. Die Erde wurde abgeklopft und in dünnen Schichten auf Filtrierpapier verteilt. Neben allen möglichen anderen Erdbewohnern, wie Collembolen (*Onychiurus sp.*), Staphyliniden, Acari, Tausendfüßlerlarven und Erdnematoden fanden sich dann auch P.b.-Tiere, die mit Hilfe der Lupe einzeln ausgelesen wurden, was besonders bei den Junglarven viel Mühe bereitete. Besonders reichhaltig an Läusen waren die Erdproben, die sich schon mit unbewaffnetem Auge als von weißen Wachsausscheidungen durchsetzt zeigten, einem Zeichen für größere Ansammlungen von Tieren, welche die von ihnen bewohnten Kavernitäten mit Wachs „pudern". Die Gewinnung der P.pn.-Tiere bereitete weniger Schwierigkeiten.

Die Entwicklung der ♀-Tiere vollzieht sich in etwa einem Monat. Am 15. 8. konnten in den Zuchten schon überwiegend ♀-Imagines festgestellt werden. Bei P. pn. sind diese nicht allzu langlebig. Sie konnten nur bis etwa Ende August beobachtet werden. Die P.b.-♀-Imagines halten sich dagegen sehr lange. Noch am 22. Oktober 1955 wurden sie in Erdproben reichlich gefunden[8]. Sie gebären jedoch um diese Zeit kaum mehr, was auch durch das

[8] Wahrscheinlich handelte es sich hierbei aber schon um Tiere der „Herbstform" nach Zwölfer.

histologische Bild bestätigt wird (LAMPEL 1958). Sie enthalten nämlich nur noch einige wenige ganz junge Embryonen. Dagegen ist der Fettkörper gut entwickelt. Wahrscheinlich überdauern diese Imagines den Winter in der Erde, um im Frühjahr die bzw. weitere Tiere der parazyklischen Nebenreihe abzusetzen. Mir selbst gelang es leider nicht, die Erdläuse durch den Winter zu bringen.

Zur Morphologie der Exulis-Tiere ist folgendes zu sagen:

Die Körperform ist bei der L_1 fast zylindrisch. Später nehmen die Larven auch an Dicke zu. Sie machen jedoch keinen so plumpen Eindruck wie die Tiere der ♀-Generation, da sie, bes. bei P. b., eine Art „Stromlinienform" beibehalten, die selbst bei der Imago noch einigermaßen deutlich bleibt. (Vgl. Tafel 2 mit Tafel 5!) Nach dem Gebären schrumpft der Körper dann allerdings etwas. Die Werte für die Körpergröße liegen bei P. pn. etwas über denen von P. b. (s. Tabelle 6a).

Die P.b.-L_1 zeigt eine auffallend gelbe Farbe, während die P.pn.-L_1 grünlich ist, ihr Hinterleib sogar graugrün. Fühler, Rüssel, Kopf und Beine sind

Tabelle 6

a. Maße der einzelnen Stadien der Exulis

	Länge in mm			Breite in mm		
	von	bis	Durchschn.	von	bis	Durchschn.
L_1						
P. b.	0,35	0,53	0,45	0,15	0,24	0,19
P. pn.	0,41	0,53	0,45	0,19	0,24	0,22
L_2						
P. b.	0,70	0,84	0,76	0,39	0,46	0,42
P. pn.	0,68	0,97	0,85	0,40	0,55	0,48
L_3						
P. b.	0,92	1,12	0,96	0,48	0,58	0,53
P. pn.	1,08	1,35	1,18	0,50	0,79	0,65
L_4						
P. b.	1,11	1,40	1,29	0,58	0,82	0,68
P. pn.	1,30	1,85	1,49	0,85	1,25	1,03
I						
P. b.	1,45	2,17	1,67	0,82	1,45	1,13
P. pn.	2,00	2,22	2,11	1,27	1,66	1,47

b. Fühlerglieder (Durchschnittswerte) in mm

	1	2	3	4	5	Gesamt
L_1						
P. b.	0,03	0,03	0,03	—	0,06	0,15
P. pn.	0,03	0,04	0,04	—	0,07	0,18
L_2						
P. b.	0,03	0,04	0,05	—	0,09	0,21
P. pn.	0,04	0,05	0,05	—	0,09	0,23
L_3						
P. b.	0,03	0,05	0,06	0,03	0,10	0,26
P. pn.	0,04	0,05	0,06	0,04	0,11	0,30
L_4						
P. b.	0,04	0,05	0,06	0,04	0,11	0,30
P. pn.	0,04	0,06	0,07	0,04	0,12	0,32
I						
P. b.	0,04	0,06	0,07	0,04	0,12	0,34
P. pn.	0,04	0,06	0,09	0,04	0,15	0,38

anfangs wasserhell, werden dann jedoch dunkler. L_2–L_4 sind grünlichweiß (Extremitäten dunkler), die alte Imago ist schmutzig gelbgrün.

Die Wachsdrüsen finden sich bei allen Stadien ziemlich einheitlich in folgender Anordnung: Thorax ohne Wdr., Abdominalsegment 1 und 2 ebenfalls ohne Wdr., Abdominalsegment 3–6 je 4 Wdr., Abdominalsegment 7 2 Wdr., Abdominalsegment 8 und 9 ohne Wdr. Die Wachsdrüsen des 3. Abdominalsegmentes sind etwas kleiner als die übrigen (s. Tafel 5). Die Rükkenborsten entspringen in den Wachsdrüsen.

Siphonenreste fehlen sämtlichen ♀-Stadien.

Der Rüssel reicht bei L_1 und L_2 bis hinter das 3. Beinpaar. Bei der neugeborenen L_1 erreicht er fast das hintere Körperende (s. Tafel 5, Fig. 21b). Bei L_3 und L_4 endet der Rüssel zwischen dem 2. und 3. Beinpaar, bei der I zwischen dem 2. Beinpaar.

Die Augen sind stets Triommatidien.

Die Fühlergliederzahlen sind: L_1 und L_2 4, L_3 4–5, L_4 und I 5 (s. Abb. 23). Näheres darüber wurde schon im vorigen Kapitel beim Vergleich der Fühler von ♀, ( ) und gebracht. Im allgemeinen sind die Fühler der P.b.-♂ etwas kleiner als die der P.pn.-♀. (Vgl. auch Tabelle 6b.)

Abschließend ist noch zu bemerken, daß die morphologischen Daten vor allem an Tieren der „Sommerform" der Exulis gewonnen wurden. In jüngster Zeit (1957) konnte nämlich Zwölfer bei seinen eingehenden Studien über unterirdisch lebende Aphiden feststellen, „daß bei den Exules von *P. bursarius* jahreszeitlich bedingte Größenänderungen und Proportionsverschiebungen ablaufen, die von der relativ plumpen ... Sommerform über die Zwischenstufe der Herbstform zu der verhältnismäßig schlanken ... und mit höher differenzierten Antennen versehenen Winterform führen." Der Unterschied zwischen Sommer-, Herbst- und Winterform kann vor allem an Hand der Antennenlänge festgestellt werden. Die von mir gefundenen Maße stimmen gut mit den Ergebnissen überein, die Zwölfer bei seinen Sommertieren erhalten hat. Auf eine spätere Umproportionierung weist auch in meinem Material der eine Fall einer beginnenden Durchschnürung des dritten Fühlergliedes hin.

V. Die Herbstgenerationen

1. Die Sexupara (♀)

Die Sexupara-Generation kommt bei sämtlichen Pemphiginen vor. Sie entsteht bei den monözischen Pemphiginen am Hauptwirt, bei den heterözischen am Nebenwirt.

Bei P. sp. werden die jungen (♀)-L_1 von den ♀-Imagines in den Gallen am Hauptwirt ab Ende Juli laufend zur Welt gebracht. Jede ♀-I setzt etwa 30 Junge ab. Die Unterschiede zwischen der (♀)-L_1 und der ♀-L_1 legte ich schon auf p. 354 dar. Die ersten (♀)-Imagines findet man schon Ende August, die letzten oft noch bis in den November hinein. Sie leben auch nach Abfall der Blätter noch ziemlich lange. Sogar unter Schnee konnte ich (1956) noch Gallen mit lebendem Inhalt antreffen. Die Tiere waren bei dem schlechten Wetter nicht zum Abflug gekommen und erholten sich im warmen Laboratorium recht gut. Sie konnten sogar noch zur Ablage der Jungen gebracht werden. Normalerweise fliegen die (♀)-Imagines aus besonderen Fluglöchern

(Abb. 24) in den Spalten der rechts oder links gewundenen Gallen aus, um sich in Rindenrissen, besonders am Stamm der Pappeln, anzusammeln und dort die Geschlechtstiere zu gebären. Dies kann unter Umständen jedoch auch schon in den Gallen geschehen, besonders bei schlechter Witterung, wenn die gallentragenden Blätter, die an und für sich infolge der Schädigung durch das Saugen der Läuse eher welk werden als die übrigen, besonders zeitig zu Fall gebracht werden. Günstig ist es dann, wenn sie in einer Astgabel hängen bleiben. Dann kriechen die jungen Sexuales selbst in die Risse am Stamm.

Abb. 24. Herbstgallen von *Pemphigus spirothecae* Pass. mit Ausfluglöchern. 11. 10. 1955

Bei den heterözischen Arten entsteht die Sexupara-Form am Nebenwirt, bei P.b. sogar unterirdisch. Die ersten L_1 konnten schon Mitte August beobachtet werden. Die letzten P.pn.-L_4 fand ich im Freien an *Gnaphalium silvaticum* am 16. 9. (1956). Auch in den Zuchten starben um diese Zeit die Kolonien langsam aus. Von P.b. fand ich L_4 noch am 28. 10. 1955 in Erdproben. Die Imagines fing ich, indem ich die schon auf Seite 357 beschriebenen gazebespannten Holzrahmen wieder auf die Kästen setzte. Die Sexuparen-Imagines der heterözischen Pemphiginen müssen oft einen weiten Weg zurücklegen, um an den Hauptwirt, die Pappel zurückzugelangen.

Die morphologischen Merkmale der (♀) stimmen weitgehend mit jenen der (♀) überein. Alle in bezug auf die postembryonale Entwicklung der (♀) gemachten Angaben über Fühler, Augen und Flügel (vgl. p. 345) gelten auch für die Sexupara, doch müssen wir folgende Unterschiede festhalten:

1. Die (♀)-L_1 besitzt keine Knopfborsten an den 2. Tarsengliedern.
2. Siphonenreste fehlen stets.
3. Die Wachsdrüsenzahl stimmt nicht mit der der (♀) überein, sondern mit der der ♀, also Abdominalsegment 3–6 je 4 Wdr., Abdominalsegment 7 2 Wdr. (Die Zahlen wurden nur an Larven ermittelt.)
4. Die Rückenborsten entspringen in den Wachsdrüsen.
5. Die Sexuparenlarven sind durchschnittlich größer als die der Migrans alata-Form der Hauptwirtsvirgo (vgl. Tab. 2a u. 7a und Tafeln 3 u. 6).
6. Die Sexuparen-Imago gebiert nur 8 Junge (die Migrans alata 20–30), 6 ♀♀ und 2 ♂♂. Sie werden kurz hintereinander abgesetzt, zuerst alle Weibchen, am Schluß die beiden Männchen.

Die Artdiagnose ist bei den Sexuparae viel schwieriger als bei den Migrantes alatae. Die Körpergröße ist hierzu praktisch nicht zu gebrauchen, wenn auch die Durchschnittswerte von P. sp. über P. b. nach P. pn. ansteigen (vgl. Tab. 7a; bes. Ppn. unterscheidet sich hierbei von den beiden übrigen Arten).

Tabelle 7

a. Maße der einzelnen Stadien der Sexupara-Generation

	Länge in mm			Breite in mm		
	von	bis	Durchschn.	von	bis	Durchschn.
L_1						
P. sp.	0,48	0,72	0,61	0,24	0,41	0,29
P. b.	0,53	0,82	0,67	0,24	0,43	0,34
P. pn.	0,55	0,88	0,69	0,24	0,45	0,34
L_2						
P. sp.	0,82	1,20	1,06	0,43	0,72	0,57
P. b.	0,86	1,34	1,06	0,43	0,67	0,53
P. pn.	0,96	1,38	1,12	0,47	0,67	0,57
L_3						
P. sp.	1,25	1,49	1,38	0,62	0,77	0,69
P. b.	1,34	1,54	1,47	0,58	0,82	0,69
P. pn.	1,38	1,65	1,54	0,67	0,89	0,75
L_4						
P. sp.	1,63	2,00	1,85	0,58	0,91	0,79
P. b.	1,54	2,45	1,87	0,72	1,06	0,90
P. pn.	1,70	2,33	1,95	0,80	1,12	0,95
I						
P. sp.	1,82	2,06	1,92	0,58	0,81	0,67
P. b.	1,79	2,21	1,94	0,62	0,86	0,75
P. pn.	1,70	2,52	2,18	0,72	1,02	0,85

b. Fühlerglieder (Durchschnittswerte) in mm

	2	3	4	5	6	Gesamt
L_1						
P. sp.	0,04	0,04	0,05	—	—	0,09	0,22
P. b.	0,04	0,04	0,06	—	—	0,09	0,22
P. pn.	0,04	0,04	0,06	—	—	0,10	0,24
L_2						
P. sp.	0,04	0,05	0,07	—	0,04	0,10	0,30
P. b.	0,04	0,05	0,07	—	0,04	0,13	*0,34*
P. pn.	0,04	0,06	*0,09*	—	0,04	*0,14*	*0,36*
L_3						
P. sp.	0,04	0,05	0,10	0,04	0,06	0,13	0,42
P. b.	0,04	0,07	0,09	0,05	0,06	0,16	*0,48*
P. pn.	0,04	0,06	0,10	0,05	0,06	*0,17*	*0,47*
L_4						
P. sp.	0,05	0,05	0,10	0,05	0,06	0,13	0,45
P. b.	0,05	*0,07*	0,11	0,05	0,07	0,16	*0,51*
P. pn.	0,05	0,07	*0,12*	0,05	0,07	*0,19*	*0,55*
I						
P. sp.	0,05	0,07	0,18	0,07	0,09	0,16	0,63
P. b.	0,05	0,08	*0,21*	*0,11*	0,11	*0,20*	*0,76*
P. pn.	0,05	0,08	*0,24*	*0,13*	0,11	*0,23*	*0,85*

Etwas besser steht es mit den Fühlerlängen (s. Tab. 7b). Auch hier erfolgt ein Anstieg von P. sp. über P. b. nach P. pn. Wenigstens die migrierenden Arten können von der nicht migrierenden Art relativ gut abgetrennt werden. Dasselbe gilt für die Rhinarienanalyse. Es wurden folgende Rhinarienformeln gefunden:

3. Glied	4. Glied	5. Glied	6. Glied
Pemphigus spirothecae Pass.:			
4-5-6-(7)	1-2-(3)	1-(2-3)	1
Pemphigus bursarius L.:			
(4)-5-6-7-8	(1)-2-3-(4)	1	1
Pemphigus populi-nigrae Schrk.:			
5-6-7-8-(9)	2-4-(5)	1	1

Aus ihnen ergibt sich, daß die beiden migrierenden Arten nur in Ausnahmefällen klar voneinander zu unterscheiden sind (P. pn. nur sicher bei 9 Rhinarien am 3. oder 5 Rhinarien am 4. Fühlerglied, P. b. nur sicher bei 4 Rhinarien am 3. oder 1 Rhinar am 4. Fühlerglied; das sind lauter Zahlen, die in unter 10% aller Fälle auftreten). P.sp. ist von den migrierenden Arten nur in 66% aller Fälle zu unterscheiden, letztere sind von P.sp. nur mit 71,5%iger Sicherheit auseinanderzukennen. Diese Zahlen ergaben sich aus Messungen an 81 Tieren, deren Herkunft genau bekannt war. Eine Diagnose von (♀)-Imagines, die am Pappelstamm angetroffen werden, ist also leider nicht einwandfrei durchführbar. Der Grund liegt vor allem darin, daß die Sexuparen insgesamt weniger Rhinarien ausbilden als die Migrantes alatae, an Glied 5 und 6 sogar immer nur das Hauptrhinar. (Nur in je einem Fall bei P.sp. konnten bei der Sexuparen-Imago am Fühlerglied 5 2 bzw. 3 Rhinarien gezählt werden.)

Abb. 25 a u. b. Fühler von (♀)-Imagines, links von ventral, rechts von dorsal (Spiegelbild) a *Pemphigus spirothecae* Pass. b *Pemphigus bursarius* L.

2. Die Sexuales, ♀ u. ♂

Mit den am Ende des gesamten Generationswechselzyklus auftretenden Sexuales haben wir den einzigen Fall von Gonochorismus bei den Pemphiginen vor uns. Bei allen anderen Generationen herrscht Parthenogenese. Diese wird nur am Ende des Jahres einmal von geschlechtlicher Fortpflanzung unterbrochen. Es handelt sich also um einen sekundären Generationswechsel, und zwar um eine Heterogonie.

Einleitend wurde bereits erwähnt (p. 337), daß die Geschlechtstiere von den Sexuparen in die Rindenrisse der Pappeln abgesetzt werden. Sie sind

sehr kurzlebig, besonders die ♂♂. (Näheres hierüber siehe bei Tóth 1939, dessen Angaben für P. sp. weitgehend auch für die migrierenden Arten zutreffen.) Ein Rüssel fehlt beiden Geschlechtern, da sie keine Nahrung zu sich nehmen. Sie besitzen Triommatidien und machen bis zu vier Häutungen durch, mit denen aber kaum eine Größenzunahme verbunden ist. Die Größen schwanken bei allen Arten fast gleich, die Körperlänge beim ♀ zwischen 0,58 und 0,87 mm, beim ♂ zwischen 0,34 und 0,48 mm, die Körperbreite beim ♀ zwischen 0,29 und 0,34 mm, beim ♂ zwischen 0,17 und 0,27 mm. Während es unmöglich ist, die Sexuales der 3 untersuchten Arten auseinanderzuhalten, gelingt es nach einiger Übung, wenigstens ♀ und ♂ gut zu unterscheiden: Das Weibchen übertrifft die Größe des Männchens etwa um 1/3. Auch die Fühler des Weibchens sind etwas größer als die des Männchens. Beide sind viergliedrig:

	1	2	3	4	Ges.
♀:	0,03	0,03	0,03	0,055	0,145 mm
♂:	0,025	0,02	0,025	0,05	0,12 mm

Das ♀ ist dunkelgrün, das ♂ hellgelbgrün gefärbt. Sehr deutlich schimmert besonders bei etwas älteren Weibchen das einzige große Ei durch die zarte Haut, die kaum mit Wachs bedeckt ist (Abb. 26).

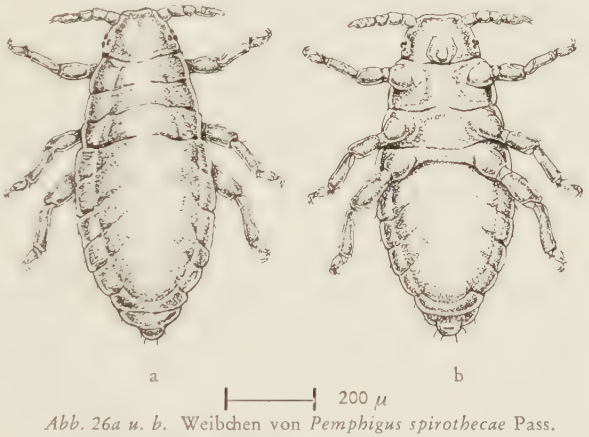


Abb. 26a u. b. Weibchen von *Pemphigus spirothecae* Pass. a Dorsalansicht, b Ventralansicht

Beobachtungen über das Verhalten wurden v. a. an P.sp.-Tieren gemacht. Zu diesem Zwecke wurden in einen Holzkasten von 32 × 19,5 × 21 cm mit oben um 2 cm nach innen verbreitertem Rand aufgebrochene Herbstgallen (s. Abb. 24) gegeben. Über den Kasten wurde ein weißes Leinentuch gespannt. Das Verhalten der Sexuparen-Imagines ist insofern interessant, als die Tiere erst deutlich positiv phototaktisch reagieren, bald darauf aber sich bei ihnen eine negative Phototaxis, verbunden mit Thigmotaxis, einstellt. Diese beiden Reaktionen wurden beim Fang der Tiere ausgenützt: Durch das Licht wurden die Tiere zunächst nach oben angelockt (Reaktion 1), dann machte sich Reaktion 2 bemerkbar, und sie strebten nach dem Rand des Ka-

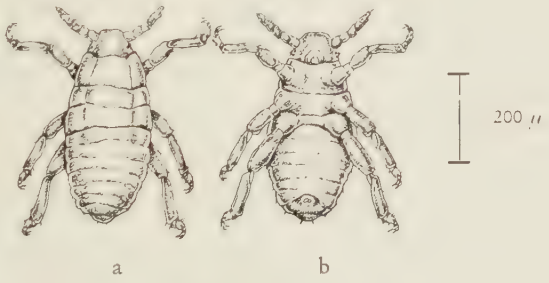


Abb. 27a u. b. Männchen von *Pemphigus spirothecae* Pass., a Dorsalansicht, b Ventralansicht

stens, wo sie sich in dem Spalt zwischen Tuch und Randleiste ansammelten. Da auch die schon auf dem Tuch abgesetzten Sexuales die letztgenannte Reaktion zeigten, konnten von dort die meisten Tiere gewonnen werden. Sie wurden etwa 3 Tage nach Beschickung des Kastens in Petrischalen gesetzt, wo die Weibchen ihre Eier ablegten, nachdem die Begattung erfolgt war. Die Wintereier sind etwa 1/2 mm groß. Nach der Eiablage bleibt von dem Weibchen nicht mehr viel übrig. Es ist völlig zusammengeschrumpft (vgl. Fig. 231 in WEBER, 1935; bei *Pemphigus* ist das Bild genauso wie bei der hier dargestellten *Erisoma*) und stirbt bald.

Die Eier sind anfangs weiß und werden dann bräunlich. In der Natur passen sie sich völlig der Farbe ihrer Umgebung an. Eier, welche im Februar aus Pappelrinde gewonnen wurden, waren braun-grau-grünlich gefärbt und nur sehr schwer zu erkennen. Die Eiersuche an der Rinde im Winter hat überhaupt nur Zweck, wenn man weiß, daß der betreffende Baum gut befallen ist. Einen gewissen Hinweis auf Fundstellen können die in den Ritzen steckenden toten Sexuparen-Imagines geben (falls sie nicht durch Regen abgewaschen worden sind). Man schneidet am besten die betreffenden Rindenstücke ganz heraus und untersucht sie dann unter dem Binokular.

Mit den im Herbst gewonnenen Eiern wurden auch Überwinterungsversuche angestellt. Im ersten Winter scheiterten diese, gelangen jedoch im zweiten, und zwar durch einen Glücksumstand: In dem Gewächshaus, in dem die Schalen mit den Eiern standen, sank einmal infolge Heizungsausfall die Temperatur für einige Tage unter 0^0 C ab. Ein solcher Temperaturschock scheint für eine Weiterentwicklung im Frühjahr unbedingt erforderlich zu sein. Die gleiche Erfahrung hatten schon WEBSTER u. PHILLIPS 1912 bei *Schizaphis graminum* CB. (*Toxoptera graminum* ROND.) gemacht. Ein zweiter Punkt, der zu beachten ist, ist der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, besonders am Anfang der Entwicklung. Wird dieser zu niedrig, so vertrocknen die Eier frühzeitig. Man bringt deshalb zunächst ein Streifchen Filtrierpapier in die Petrischalen, das man alle 3 Tage etwas anfeuchtet. Später, etwa ab Ende Dezember, ist dies nicht mehr nötig. Um diese Zeit sistiert die Entwicklung sowieso, um erst ab Ende Februar weiterzugehen. Bei der Regulierung der Hydratur ist allerdings Vorsicht geboten. Man darf nicht zuviel Wasser in die Petrischalen geben, da dann die Gefahr einer Verpilzung größer wird. (Nach WALTER, p. 289, schimmeln alle Substrate in Gefäßen mit relativen Dampfspannungen über 85 %.) Beachtet man die genannten Vorsichtsmaßnahmen, dann kann man im Frühjahr, eventuell sogar noch viel früher als in der Natur, junge ♀-L_1 aus den Eiern schlüpfen sehen. Die Schlüpfrate bei meinem Versuch betrug etwa 35 %.

VI. Feinde und Nutznießer

Trotz ihres relativ geschützten Wohnortes haben die Pemphiginen zahlreiche Feinde. Diese kommen aus den verschiedensten Klassen und Ordnungen des Tierreiches und auch aus dem Pflanzenreich. Zunächst sei eine Übersichtstabelle gegeben:

Mit Nagetieren als Vertilger von Blattläusen befaßt sich ein Artikel von GEILER (1956). G. beobachtete ein Eichhörnchen, *Sciurus vulgaris fuscoater* ALTUM, das mit P. sp.-Gallen besetzte Blätter abriß, die Gallen öffnete und ihres Inhaltes beraubte.

Mammalia	: Rodentia	
Aves		
Hexapoda	: Planipennia	: Hemerobiidae
	Hymenoptera	: Mymaridae
	Diptera	: Syrphidae, Chloropidae, Chamaemyidae
	Coleoptera	: Coccinellidae, Staphylinidae (?)
	Hemiptera	: Anthocoridae
Fungi		

Über Vögel als Feinde der Pemphiginen berichtet VAN DER GOOT. Er überraschte 1911 Vögel bei der Arbeit des Aufpickens von P.b.-Gallen, konnte jedoch ihre Identität nicht feststellen.

Die meisten Feinde der Pemphiginen stammen aber aus dem Insektenreiche. Recht häufig ist nach TÓTH eine kleine Blumenwanze, *Anthocoris minki* DHRN. in den Gallen anzutreffen. Schon RÉAUMUR (1737) erwähnt sie, ohne jedoch ihren Namen zu kennen. Ich fand sie im Frühjahr und Sommer 1955 (15.6., 1.7., 22.7.) in allen Entwicklungsstadien in P.sp.-, P.pn.-, P.b.- und *Pemphiginus-populi*-Gallen.

Auch sehr häufig kommt eine Dipterenlarve vor, und zwar fand ich sie bei denselben Arten, meist einzeln, selten mehrere Exemplare in einer Galle. Nach WEBER handelt es sich hierbei um eine *Syrphus sp.* Sie ist sehr gefräßig und räumt mit Hilfe ihres doppelhakigen Mundapparates bald unter den Bewohnern der Galle auf. Ich bemühte mich, aus den Larven Imagines zu ziehen, um eine Artbestimmung vornehmen zu können, kam jedoch leider nur bis zum Puppenstadium. Dabei konnten aber einige interessante Einblicke in die Biologie dieses Schmarotzers gewonnen werden. Zur näheren Untersuchung gelangten einige Maden in P.b.-Gallen. Nachdem Versuche im Laboratorium mißlungen waren, wurden solche im Freien durchgeführt. Zunächst wurden P.b.-Gallen am Zweig vorsichtig mit dem Skalpell angeritzt, um Befall oder Nichtbefall festzustellen. Bei Befall wurden die Gallen in Gazesäckchen eingebunden, in der Hoffnung, so die ausfliegenden *Syrphus*-Imagines fangen zu können. Jedoch noch lange nachdem die P. b.-Gallen völlig ausgefressen waren, waren die Maden immer noch vorhanden. Mitte September (1956) endlich, als die übrigen, leere P. b.-Gallen tragenden Blätter zum größten Teil schon abgefallen waren, konnten einige Puppen festgestellt werden, die im Laboratorium leider der Verpilzung anheimfielen. Es muß angenommen werden, daß die Syrphide in der Natur den Winter im Puppenzustand in der Galle am Boden überlebt und im Frühjahr als Imago ausschlüpft.

Als wichtige Vertilger von *Pemphigus bursarius* an Salatwurzeln werden von ACZÉL (1940) die Chloropidenarten *Thaumatomyia (Chloropisca) notata* MG. und *Th. (Ch.) glabra* MG. angegeben.

Die Gallengeneration von *Pemphigus bursarius* wird nach SCHUMACHER (1919) von der Chamaemyide *Leucopsis nigricornis* (EGGERS) befallen.

Daß sich Coccinellidenlarven als Blattlausvertilger betätigen, ist hinreichend bekannt. Ich selbst konnte allerdings keine in den von mir untersuchten Gallen feststellen. Auch an P. pn.-Exulis-Kolonien fand ich keine. Nach meinen Beobachtungen ist es aber wahrscheinlich, daß die P. b.-Exulis-Junglarven von kleinen, erdbewohnenden Staphyliniden angegriffen werden.

Von Planipenniern konnte ich im Juli 1956 eine Hemerobiuslarve in

einer Galle von *Pachypappa marsupialis* fangen. Es handelte sich um *Hemerobius limbatellus* Zett. Die Imago schlüpfte im Laboratorium.

Schließlich konnte noch ein für die Pemphiginen neuer Feind entdeckt werden, eine kleine Schlupfwespe aus der Familie der Mymaridae, *Polynema schmitzi* Soyka. (Für die Bestimmung danke ich Herrn Dr. Walter Soyka, Hundsheim bei Hainburg, Niederösterreich.) Näheres darüber wurde in einer besonderen Arbeit veröffentlicht (Lampel 1959).

Aus dem Pflanzenreiche sind verschiedene Schimmelpilze als Feinde der Pemphiginen anzusehen. Sie bilden bei feuchter Witterung in älteren Gallen zusammen mit dem Kotballen und toten Tieren eine verfilzte Masse, in der dann auch die übrigen Tiere zugrunde gehen.

Neben den Feinden der Pemphiginen gibt es auch noch einige Nutznießer. Da sind zunächst Borstenläuse (*Chaitophorus populeti* Panz. 1805 und *Eichochaitophorus versicolor* Koch (1854), die sich in oder neben den Gallen (v. a. bei P. pn. beobachtet) niederlassen, um hier Anteil an der reichlicheren Ansammlung des Siebröhrensaftes zu haben. Die übrigen Nutznießer benützen die leeren Gallen als Wohnstätte. Hier sind verschiedene Forficulidenlarven und Sackspinnen zu nennen, von letzteren vor allem die Art *Clubiona holosericea* L. (Die Bestimmung verdanke ich Herrn Dr. Eckhard Naton, Zoologisches Institut der Hochschule Regensburg.)

Zusammenfassung

1. Die Entwicklungsdauer der Frühjahrsgeneration von nicht migrierenden (*Pemphigus spirothecae* Pass.) und migrierenden (*P. populi-nigrae* Schrk. und *P. bursarius* L.) Pemphiginen unterscheidet sich wesentlich. Die P.sp.-Fundatrix-Generation benötigt zu ihrer Entwicklung fast so viel Zeit wie die Fundatrix- und die Migrans alata-Generation der migrierenden Arten zusammen.
2. An Hand von Körpergrößen und Fühlerlängen lassen sich die oben genannten 3 Arten in sämtlichen Stadien der Fundatrix-Generation gut unterscheiden.
3. Durch eine variationsstatistische Rhinarienanalyse ist es möglich, an Hand der Imago der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt die Pemphiginen einer bestimmten geographischen Population meist einwandfrei zu diagnostizieren.
4. Die in großer Menge an ein und demselben Ort lebenden Junglarven der P. sp.-Virgo am Hauptwirt und der P. sp.-Sexupara sind durch das Vorhandensein oder Fehlen der Siphonenreste auf dem 5. Abdominalsegment, das Vorhandensein oder Fehlen der Knopfborsten an den 2. Tarsengliedern und durch den Ursprung der Rückenborsten zu unterscheiden.
5. Vor allem an Hand der Fühlerbildung ist der P. sp.-Virgo am Hauptwirt eine deutliche Zwischenstellung zwischen der Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt und der Exulis der migrierenden Arten einzuräumen.
6. Die Exulis unterscheidet sich von der Fundatrix deutlich durch Zahl der Wachsdrüsen, Ursprung der Rückenborsten, Fühlergliederzahl und Fehlen der geknöpften Krallenborsten bei L_1.
7. Die Sexupara unterscheidet sich von der Migrans alata-Form der Virgo

am Hauptwirt durch Zahl der Wachsdrüsen, Ursprung der Rückenborsten und Fehlen der Knopfborsten an den 2. Tarsalgliedern der L_1. In der postembryonalen Entwicklung von Fühlern, Augen und Flügeln stimmt sie jedoch mit dieser überein.

8. Eine Unterscheidung der Arten der Pemphiginen nach der Sexupara mit Hilfe der Rhinarienanalyse ist nicht einwandfrei durchzuführen. Die beiden migrierenden Arten P. pn. und P. b. lassen sich damit fast gar nicht trennen. P. sp. ist von den migrierenden Arten nur mit 66%iger, die migrierenden Arten sind von P. sp. nur mit 71,5%iger Sicherheit zu unterscheiden.
9. Bei der rüssellosen, kurzlebigen Sexualis-Generation ist eine Artdiagnose nur nach der Herkunft der Sexuparen möglich. Männchen und Weibchen der Geschlechtsgeneration sind durch Farbe, Körpergröße und Fühlerlänge gut auseinanderzukennen.
10. Als bisher noch nicht bekannter Feind der Pemphiginen wurde eine Schlupfwespe aus der Familie der Myramiden, *Polynema schmitzi* Soyka, festgestellt.

Summary

1. The development time of non-migrating Pemphigines *(Phemphigus spirothecae* Pass) differs considerably from that of migrating species *(P. populi-nigrae* Schrk. and *P. bursarius* L.). The fundatrix generation of *P. spirothecae* takes almost as long to develop as the fundatrix of the migratory species together with the migrating generation.
2. Fundatrices of the three species mentioned can be differentiated at all stages by body size and antennal length.
3. It is usually possible to recognize pemphigines of a given geographical population by means of a statistical analysis of the rhinaria of the migrans alatae.
4. Young larvae of *P. spirothecae* virginoparae and sexuparae, which for the most part live in the same habitat, can be separated by the presence or absence of cornicle rudiments, the presence or absence of knobbed setae on the 2nd tarsal segments and the chaetotaxy of the dorsum.
5. Particularly in the structure of the antennae, *P. spirothecae* virginoparae must be considered as distinct intermediates between the migrating alatae and the exules of the migrating species.
6. The exules differ markedly from the fundatrix in the number of wax glands, chaetotaxy of the dorsum, number of antennal segments and absence of knobbed claw setae in L_1.
7. The sexuparae differ from the migrans alatae in the number of wax glands, chaetotaxy of the dorsum and absence of knobbed setae on the 2nd tarsal segments of L_1.
8. Species separation of sexuparae is not always possible using the rhinaria. The two migrating species, *P. populi-nigrae* and *P. bursarius* cannot be separated at all. *P. spirothecae* can be separated from the migrating species with 66% certainty and the migrating species can be separated from P. spirothecae with 71·5% certainty.
9. Species separation of the short lived sexual generation is only possible from the origin of the sexuparae. Males can be separated from females by colour, body size and antennal length.

10. The Mymarid, *Polynema schmitzi* Soyka, is recorded for the first time as a parasite of Pemphigines.

Literatur

Aczél, M.: Fliegenlarven zwischen den Wurzelläusen (*Pemphigus bursarius* L.) am Salat. Növényegészéüyi Evkönyv 1. Abstr. in Z. Pfl.-Krankh. **52**, 428 (1940).

Beier, M.: Homoptera in Kükenthal: Handbuch der Zoologie **4**. Berlin 1938.

Blochmann, F.: Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse. Biol. Centralbl. **9**, 271–284 (1889/90).

Börner, C.: Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina. Zool. Anz. **36**, 16–24 (1910).

— Über das Auftreten geflügelter Formen bei Blattläusen. Mitt. a. d. Kaiserl. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch. **16**, 42–43 (1916).

— Züchtung der Homopteren in Abderhalden: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden **9** I, 2. Hälfte, 215–270 (1926).

— Aphidoidea in Brohmer: Fauna von Deutschland, 6. Aufl. (1949).

— Europae centralis Aphides. Schriften der Thüringischen Landesarbeitsgemeinschaft für Heilpflanzenkunde und Heilpflanzenbeschaffung in Weimar, H. **4**, und Mitt. d. Thüringischen Bot. Ges. Beih. **3**. Weimar 1952.

Börner, C. und Blunck: Beiträge zur Kenntnis der wandernden Blattläuse Deutschlands. Mitt. a. d. Kaiserl. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch. **16**, 25–42 (1916).

Börner, C. und Schilder, A. F.: Aphidoidea in Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten **5**, Tl. 2, 4. Aufl. Berlin 1932

Buckton, G.B.: Monograph of the British Aphides **3**. London 1881.

Buhr, H.: Erster Beitrag zur Kenntnis der Pflanzengallen Mecklenburgs. Arch. Ver. Fr. Naturgesch. Mecklbg. N. F. **3**, 4–39 (1928).

Burmeister, H.: Handbuch der Entomologie **2**, p. 88–89. Berlin 1835.

Courchet, M. L.: Etude sur les Galles causées par des Aphidiens. Acad. Sci. et Lettres de Montpellier. Mém. Sect. Sci. **10**, 1–102 (1880–84).

Dingler, M.: Die Darstellung der Generationenfolge bei den Pflanzenläusen. Forstwiss. Centralbl. **48**, 572–578 (1926).

Fabricius, J. C.: Entomologia systematica emendata et aucta **4**, p. 212. Hafniae 1794.

— Systema Rhyngotorum, p. 295. Brunswigiae 1803.

Fonscolombe, B. d. M.: Descriptions des pucerons qui se trouvent aux environs d'Aix. Ann. Soc. Ent. France **10**, 188 (1841).

Gäbler, H.: Tiere an Pappel. Die neue Brehm-Bücherei **160**. Wittenberg 1955.

Gebelein, H. u. Heite, H. J.: Statistische Urteilsbildung. Berlin–Göttingen—Heidelberg 1951.

Geiler, H.: Eichhörnchen,*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum 1876, als Vertilger von Blattläusen (Aphidae). Säugetierkundl. Mitt. **4**, 13–15 (1956).

Gerhardt, K.: Über die Entwicklung der Spirallockengalle von *Pemphigus spirothecae*. Z. Pfl.Krankh. **32**, 177–189 (1922).

Goldschmidt, R.: Einführung in die Vererbungswissenschaft, 5. Aufl., p. 1–23. Berlin 1928.

Goot, P. v. d.: Beiträge zur Kenntnis der Holländischen Blattläuse. Haarlem und Berlin 1915.

Grassé, P.-P.: Traité de Zoologique **10** II, p. 1565—1570. Paris 1951.

Guercio, G. d. Interno a tre specie rare di Mizozilini italiani e alle diverse galle prodotte da varii Afidi sul *Populus nigra*. Redia **3**, 360–385. Florenz 1906.

Haliday, A. H.: New British insects indicated in Mr. Curtis's Guide. Ann. Nat. Hist. **2**, 190 (1839).

Haracsi, L.: Beiträge zur Biologie der Blattläuse. Forstliche Versuche (Erdeszéti Kisérletek) **40**, 47–53. Sopron 1938.

Hartig, Th.: Entomologische Notizen. Jahresber. ü. d. Fortschr. d. Forstwiss. u. forstl. Naturkde. i. Jahre 1836 u. 1837, p. 645. Berlin 1837.

Hausmann, F.: Beiträge zu den Materialien für eine künftige Bearbeitung der Gattung der Blattläuse. Illigers Magazin f. Insektenkde. **1**, 426–445. Braunschweig 1802.

Hieronymus, G.: Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zoocecidien und der Verarbeitung derselben. **28**. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cultur, Ergänzungsheft, 115–116. Breslau 1890.

Houard, C.: Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée **1**. Paris 1908.

Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 3. Aufl., p. 1–61. Jena 1926.

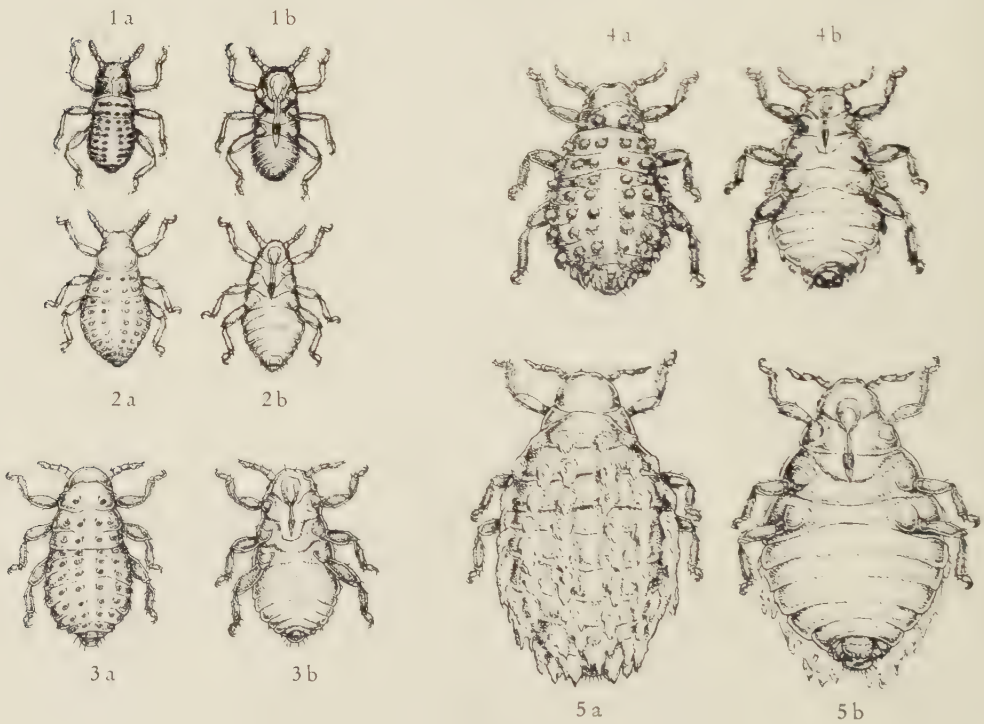
Jones, Th. H. and Gillette, C. P.: Life history of *Pemphigus populi-transversus*. J. of Agric. Res. **14**, 577–594 (1918).
Kaltenbach, J. H.: Monographie der Familie der Pflanzenläuse (Phytophtires). Aachen 1843.
— Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart 1874.
Kessler, H. F.: Die auf *Populus nigra* L. und *Populus dilatata* Ait. vorkommenden Aphidenarten und die von denselben bewirkten Mißbildungen. Ber. Ver. Naturk. Cassel **28**, 36–76 (1882).
Kirby, W. und Spence, W.: Einleitung in die Entomologie **1**, p. 230 und 496. Stuttgart 1823.
Kirkaldy, G. W.: Biological and nomenclatorial notes on the Hemiptera **3**. Entomologist **37**, 279. London 1904.
Koch, C. L.: Die Pflanzenläuse Aphiden. Nürnberg 1857.
Küster, E.: Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.
Lampel, G.: Die symbiontischen Einrichtungen im Rahmen des Generationswechsels monözischer und heterözischer Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 403–435 (1958).
— Über die Entstehung von Riesenzellen im Abdomen von Pemphiginen bei Schlupfwespenbefall. Z. ang. Ent. **45 2**, 204–211 (1959).
Lichtenstein, J.: Die Biologie von *Pemphigus spirothecae* Pass. und *Vacuna Dryophila* Schrk. Verh. zool. bot. Ges. Wien **28**, 40 (1879).
— Lebensgeschichte der Pappelgallen-Blattlaus *Pemphigus bursarius (Aphis)* Linné. Stettiner entomol. Z. **41**, 218–222 (1880 a).
— Neue Entdeckungen in der Entwicklungsgeschichte der Pemphiginen. Verh. zool. bot. Ges. Wien **30**, 13–14 (1880 b).
— Wanderungen des *Pemphigus bursarius* L. Stettiner entomol. Z. **41**, 474–476 (1880 c).
— Monographie des pucerons du Peuplier. Montpellier 1886.
Linnaeus, C.: Systema Naturae **1**, p. 453. Holmiae 1758.
— Fauna suecica, Editio altera, p. 261–262. Stockholmiae 1761.
Löw, F.: Zur näheren Kenntnis der begattungsfähigen Individuen der Pemphiginen. Verh. zool. bot. Ges. Wien **30**, 615–620 (1880).
Mordwilko, A.: Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl. **27**, 747–756, 769–816 (1907). Ibid. **29**, 115–118, 147–158 (1909).
Mosley, O.: Aphides. Gardeners' Chronicle and Agricultural Gazette **1**. London 1841.
Müller, F. P.: Blattläuse. Die neue Brehm-Bücherei **149**. Wittenberg 1955.
Nüsslin, O.: Leitfaden der Forstinsektenkunde, 2. Aufl., p. 68–69. Berlin 1913.
Passerini, J.: Gli Afidi. Nachdruck aus Giornale Giardini 1857 mit Berichtigungen und Zusätzen, p. 39. Parma 1860.
— Aphididae Italiae hucusque observatae. Estratto dall'Archivio per la Zoologia **2**, Fasc. 2, p. 73–77. Genua 1863.
Ratzeburg, J. Th. C.: Die Forst-Insecten **3**, p. 205–215 u. 222. Berlin 1844.
Réaumur, R. P. d.: Mémoires pour servir a l'histoire des Insectes **3**, p. 308–310. Paris 1737.
Roepke, W.: Über die Anfertigung mikroskopischer Präparate von Blattläusen (Aphididen). Sonderdruck a. d. Anz. f. Schädlingskde. **4**, H. 12.
Rondani, C.: Osservazioni sopra parecchie specie di Esapodi Afidici e sui loro nemici. Nuovi Ann. Sci. Nat. **8**, 439. Bologna 1847/48.
Ross, H.: Die Pflanzengallen Bayerns und der angrenzenden Gebiete. Jena: Fischer 1916.
— Praktikum der Gallenkunde. Berlin 1932.
Ross, H. u. Hedicke, H.: Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas, 2. Aufl. Jena 1927.
Rudow, F.: Übersicht der Gallenbildungen, welche an *Tilia, Salix, Populus, Artemisia* vorkommen, nebst Bemerkungen zu einigen anderen Gallen. Z. f. d. Gesammten Naturwiss. N. F. **12**, 246–258. Berlin 1875.
Schmiedeknecht, O.: Die Hymenopteren Mitteleuropas, p. 417–420, 441–443. Jena 1907.
Schneider-Orelli, O.: Entomologisches Praktikum, 2. Aufl., p. 30–32. Aarau 1947.
Schouteden, H.: Les Aphidocécidies paléarctiques. Ann. Soc. Ent. Belg. **47**, 182–185 (1903).
Schrank, F. v. P.: Fauna Boica **2**, 1. Abtlg., 113–114. Ingolstadt 1801.
Schumacher, F.: *Leucopis nigricornis* Egg., eine in Schild- und Blattläusen parasitierende Fliege. Z. wissenschaftl. Insektenbiol. **14**, 304–306 (1919).
Silvestri, F.: Compendio di Entomologia Applicata. Parte Speciale **1**. Portici 1939.
Soyka, W.: Monographie der Polynemagruppe. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien **19**, 32–35, 97 (1956).

Theobald, F. V.: The Plant Lice or Aphididae of Great Britain **3**. Ashford and London 1926.
Tóth, L.: Über die Biologie der Blattlaus *Pemphigus spirothecae* Pass. Z. angew. Entomol. **26**, 297–311 (1939).
Tullgren, A.: Aphidologische Studien I. Ark. Zool. **5**, 102–161 (1909).
— Aphidologische Studien II. Medd. No. 280 Centralanst. Försökväs. på Jordbruk. Entomol. Avd., **44**, 30–31. Stockholm 1925.
Walker, F.: List of the Specimens of Homopterous Insects in the Collection of the British Museum, Part. **4**: Aphidina, p. 1054–1055. London 1852.
Walter, H.: Die Grundlagen des Pflanzenlebens **1**, 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer 1947.
Weber, H.: Biologie der Hemipteren. Berlin 1930.
— Aphidina in Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands Tl. **31**, Lfg. 38. Berlin 1935.
Webster, F. M. and Phillips, W. J.: The spring grain *Aphis* or „Green Bug". U. S. Dep. Agric. Bureau Entomol. Bull. **110**, 102. Washington 1912.
Zwölfer, H.: Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea), Teil II Tetraneurini und Pemphigini. Z. ang. Ent. **40**, 528–575 (1957).
— Teil IV Ökologische und systematische Erörterungen. Z. ang. Ent. **43**, 1–52 (1958).

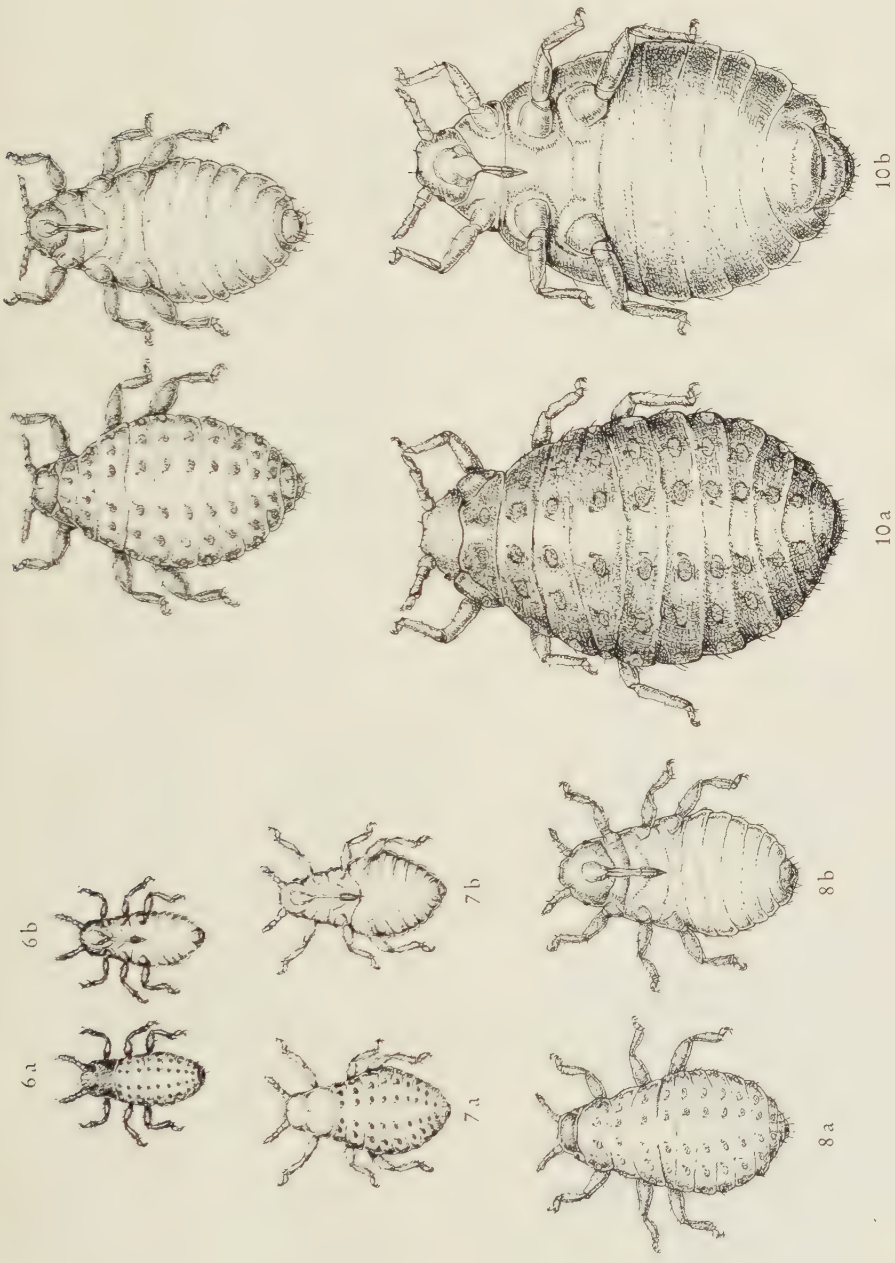
Erläuterungen zu den nachfolgenden Bildtafeln

Tafel 1	2	3	4	5	6
Fig. 1,	6,	11,	16,	21 u. 26	sind Erstlarven (L_1)
Fig. 2,	7,	12,	17,	22 u. 27	sind Zweitlarven (L_2)
Fig. 3,	8,	13,	18,	23 u. 28	sind Drittlarven (L_3)
Fig. 4,	9,	14,	19,	24 u. 29	sind Viertlarven (L_4)
Fig. 5,	10,	15,	20,	25 u. 30	sind Imagines (I)

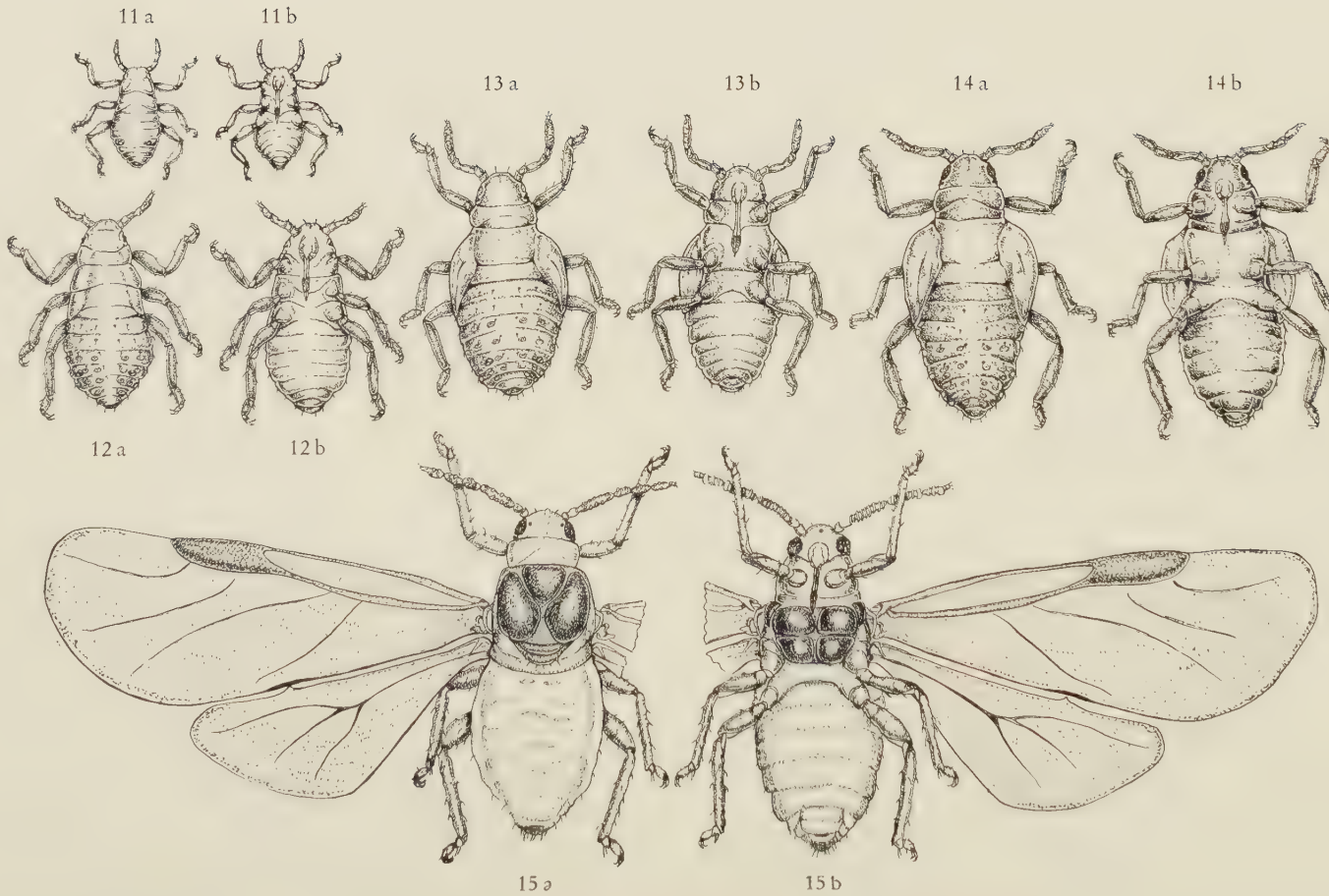
Für sämtliche Tafeln gilt: a Dorsalansicht, b Ventralansicht.
Vergrößerung stets etwa 22,5mal.



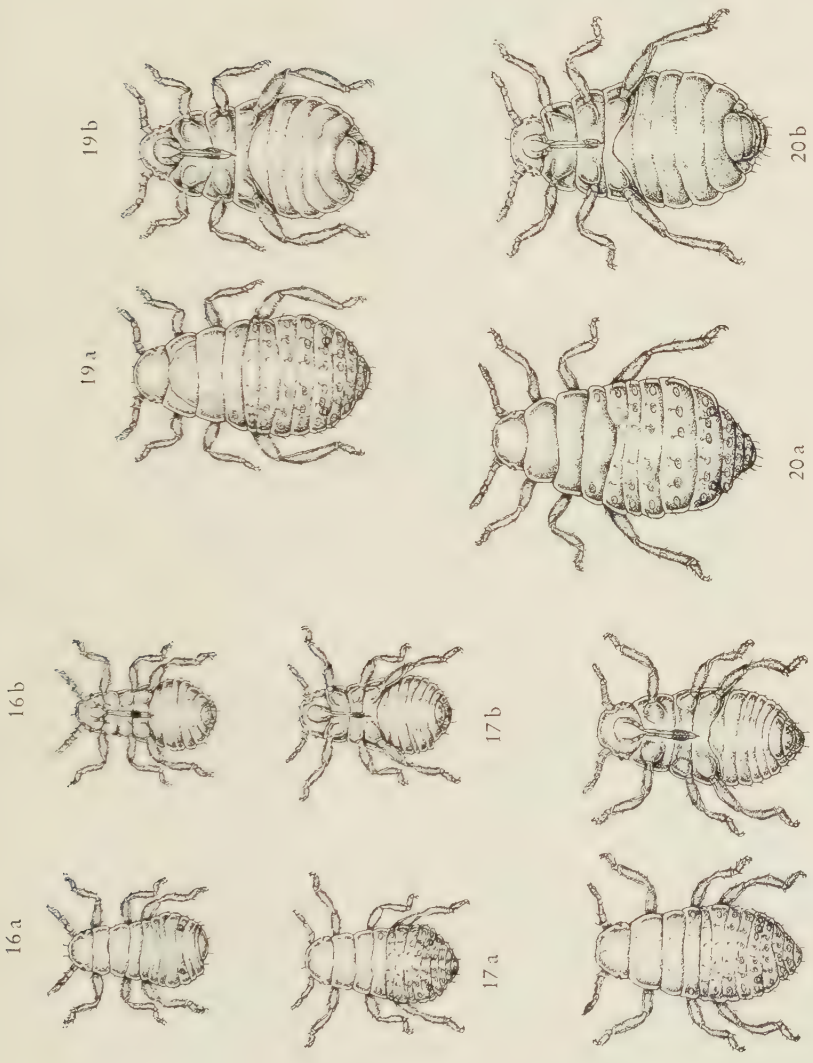
Tafel 1. Fundatrix von *Pemphigus spirothecae* Pass.



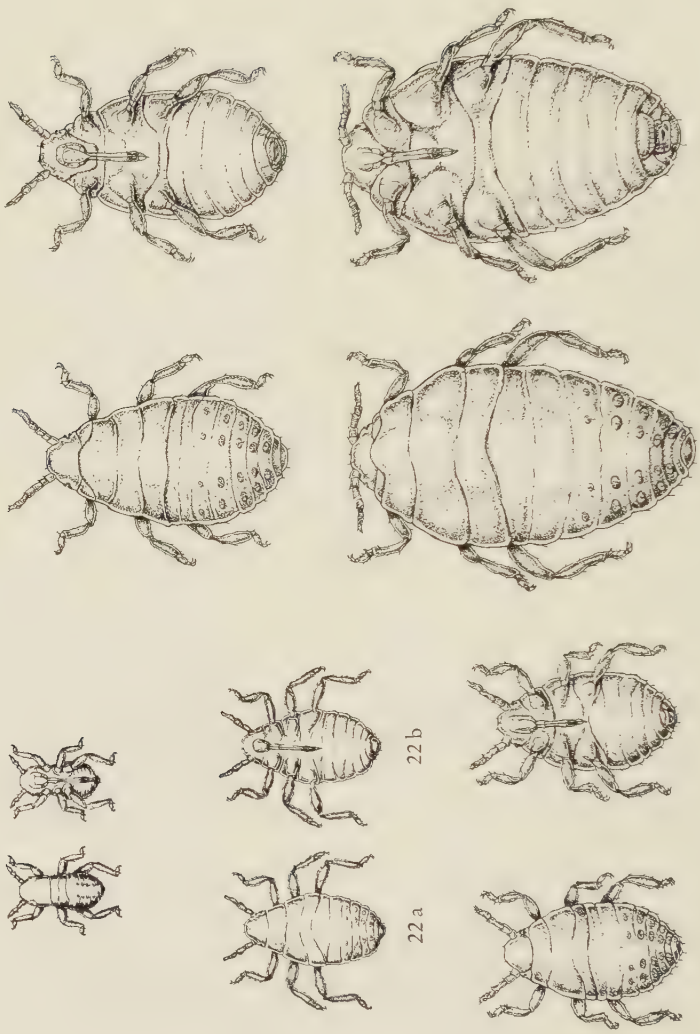
Tafel 2. Fundatrix von *Pemphigus bursarius* L.



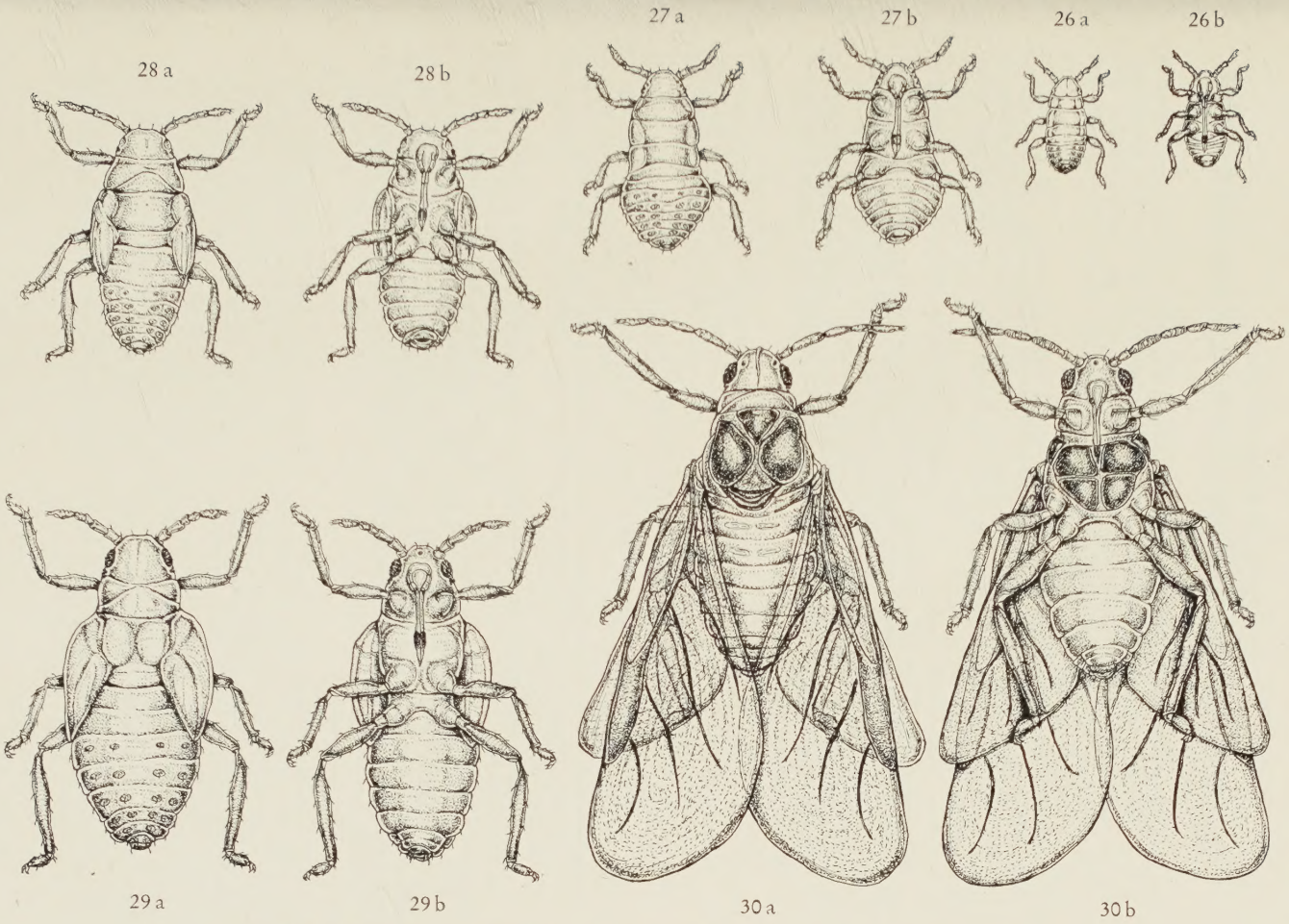
Tafel 3. Migrans alata-Form der Virgo am Hauptwirt von *Pemphigus bursarius* L.



Tafel 4. Virgo am Hauptwirt von *Pemphigus spirothecae* Pass.



Tafel 5. Exulis (Virgo am Nebenwirt) von *Pemphigus bursarius* L.



Tafel 6. Sexupare Migrans alata-Form der Virgo am Nebenwirt von *Pemphigus bursarius* L.

KLEINE MITTEILUNGEN

Archiv ungedruckter wissenschaftlicher Schriften bei der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat im Zusammenwirken mit der Deutschen Bibliothek in Frankfurt am Main ein Archiv für wertvolle wissenschaftliche Manuskripte eingerichtet, die aus finanziellen Gründen nicht oder nur auszugsweise gedruckt werden können. Das Archiv will diese Manuskripte für die Forschung erhalten und durch bibliographische Anzeige sowie durch Ausleihe zugänglich machen.

Zur Aufnahme in das Archiv sind vorgesehen:

1. Arbeiten, die der Deutschen Forschungsgemeinschaft vorgelegen haben und von ihr als wissenschaftliche Leistungen anerkannt worden sind, deren Druck aber nicht finanziert werden kann, weil ihre Thematik einen allzu begrenzten Kreis von Spezialisten interessieren würde.
2. Arbeiten – auch fremdsprachige –, die wegen ihres Umfanges nur auszugsweise in einer wissenschaftlichen Zeitschrift abgedruckt werden könnten.
3. Materialsammlungen zu bereits abgedruckten wissenschaftlichen Arbeiten.
4. Manuskripte, die auf wissenschaftlichen Kongressen nur auszugsweise vorgetragen und in Kongreßberichten nur gekürzt abgedruckt werden können.
5. Sonstige Arbeiten, deren Aufnahme dem Archiv von anerkannten wissenschaftlichen Verlegern oder Forschern empfohlen wird und die in das Archiv aufzunehmen der Deutschen Bibliothek tunlich erscheint.

Dissertationen und Habilitationsschriften sind nicht zur Aufnahme in das Archiv vorgesehen, da sie im „Jahresverzeichnis der deutschen Hochschulschriften" angezeigt werden.

Die Anträge können von den Autoren selbst bzw. mit deren Einwilligung von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, den Redaktionen wissenschaftlicher Zeitschriften oder von wissenschaftlichen Verlegern und Forschern gestellt werden.

Das Archiv benötigt jeweils zwei broschierte oder gebundene Exemplare der Arbeit – eines für die Archivierung, eines für die Ausleihe – im Format DIN A 4 und einseitig mit Schreibmaschine geschrieben. Ein Exemplar kann als Durchschlag (ausnahmsweise auch als Mikrofilm) geliefert werden. Außerdem ist ein Kurzreferat in Stichworten über Problem und Ziel der Arbeit (bis zu fünf Schreibmaschinenzeilen) erwünscht, das als Vorlage für eine Bibliographie raisonnée dienen kann.

Die eingereichten Arbeiten werden bibliographisch angezeigt: durch die Veröffentlichung der Titel und einer kurzen Inhaltsangabe zunächst im Wöchentlichen Verzeichnis der Deutschen Bibliothek, später in einer eigenen, regelmäßig erscheinenden Bibliographie raisonnée und, soweit möglich, auch in den Literaturübersichten der Fachzeitschriften.

Kosten erwachsen dem Verfasser aus der Archivierung und Anzeige seiner Arbeit nicht; das Recht, sie im Falle nachträglicher Drucklegung aus dem Archiv zurückzuziehen, bleibt ihm gesichert. Das Urheberrecht des Verfassers ist ebenso wie bei gedruckten Schriften geschützt.

Für den Biologen, vor allem den Genetiker

erschien soeben:

Principia Genetica

Grunderkenntnisse und Grundbegriffe der Vererbungswissenschaft

Von Prof. Dr. Alfred Heilbronn, Münster/Westf.,
und Prof. Dr. Curt Kosswig, Hamburg

1961 / 40 Seiten / Broschiert 4,80 DM

Hundert Jahre sind vergangen, seit Gregor Mendel seine klassischen Kreuzungsversuche ausführte, die zum Fundament der Vererbungswissenschaft geworden sind. Während die experimentelle und zytologische Forschung seit dem Beginn dieses Jahrhunderts ein gewaltiges Material an Beobachtungen und Fakten zu Tage förderte, festigte sich mit steigender Deutlichkeit das theoretische Gerüst der genetischen Wissenschaft, das ganz neue Vorstellungen und Begriffe unserem Weltbild einfügte.

Diese sich aus der Entwicklung ergebenden Begriffe werden in dieser Veröffentlichung in ihrem Aufbau und in ihren wechselseitigen Beziehungen denkbar knapp dargestellt. Die beiden Autoren haben mit ihrem System von prägnanten Sätzen den Biologen, vor allem den Genetikern, ein Hilfsmittel in die Hand gegeben, mit dem sie die Bedeutung der genetischen Begriffe und ihre Stellung im Rahmen der Gesamtwissenschaft übersehen und ihre genetischen Vorstellungen überprüfen können.

Richard B. Goldschmidt

Erlebnisse und Begegnungen

Aus der großen Zeit der Zoologie in Deutschland

Übersetzt aus dem Amerikanischen von Elisabeth de Lattin, Hamburg
Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Curt Kosswig, Hamburg

1959 / 166 Seiten mit 8 Bildtafeln / In Ganzleinen 14,80 DM

„Goldschmidt, der als Genetiker besonders hervortrat und das Glück hatte, um die Jahrhundertwende die große Entwicklung der Zoologie zu erleben, legte seine Begegnungen mit den berühmten Persönlichkeiten dieser Zeit in dem vorliegenden Buch nieder. Sein Bestreben war es, wie er selbst sagt, die Erinnerung an eine besondere Epoche der europäischen und vor allem der deutschen Zoologie wachzurufen, in der die hauptsächlichsten Grundlagen für die moderne Forschungsrichtung an den deutschen Universitäten gelegt wurden."
Zentralblatt für Veterinärmedizin

„Es ist ein großes Verdienst, Goldschmidts 1956 in den USA erschienenes Buch »*Portraits from Memory*« in einer deutschen Auflage herausgebracht zu haben, sind wir dies doch nicht nur dem Autor, der selbst zu den großen Zoologen Deutschlands gehört und am 24. 4. 1958 in Amerika verstorben ist, sondern auch allen jenen Klassikern aus der großen Zeit der Zoologie schuldig, denen in diesem Buch ein bleibendes Denkmal gesetzt ist: Haeckel, Gegenbauer, Bütschli, Oscar und Richard Hertwig, Boveri, Schaudinn und vielen anderen, die maßgeblich an der Entwicklung der Biologie beteiligt sind und die deutschen Universitäten zu einem geistigen Zentrum in der Welt gemacht haben. Kaum einer hätte ein wesentliches Stück Geschichte der Biologie in seinen entscheidenden Etappen und Wendepunkten so treffsicher schildern können wie gerade Goldschmidt, der sein Urteil aus der Fülle persönlichen Erlebens und der souveränen Überschau des führenden Zoologen gebildet hat."
Bonner Zoologische Beiträge

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Der dritte Band liegt komplett vor

mit dem Erscheinen des vierten Heftes zur Jahreswende 1960/61:

FORSTLICHE UMSCHAU

Referate über das forst- und holzwirtschaftliche Schrifttum

Herausgegeben von

K. Abetz, Freiburg i. Br.; H. Gläser, Hann. Münden; A. Horky, Wien; H. Leibundgut, Zürich; K. Mantel, Freiburg i. Br.; A. Richter, Eberswalde; K. Rubner, München; J. Weck, Reinbeck; E. Zieger, Tharandt

Schriftleitung:

J. Weck, Reinbek, und C. Wiebecke, Reinbek,
unter Mitwirkung von K. Abetz, Freiburg i. Br.

„Die »Forstliche Umschau« wird von Angehörigen der Lehr- und Forschungsstätten der Forst- und Holzwirtschaft des gesamten deutschen Sprachgebietes – Deutschland, Schweiz, Österreich – herausgegeben. Sie berichtet in deutscher Sprache über das wesentliche Fachschrifttum der ganzen Welt, also Zeitschriften, Bücher und andere Veröffentlichungen, wobei das wesentliche deutschsprachige forstwissenschaftliche Schrifttum möglichst lückenlos, das deutsche holzwirtschaftliche Schrifttum, soweit es mit dem Begriff der Forstwirtschaft zusammenhängt, und das nichtdeutschsprachige europäische forst- und holzwirtschaftliche Schrifttum möglichst weitgehend und schließlich das einschlägige überseeische Schrifttum in seinen wichtigsten Teilen erfaßt werden sollen. Eine große Zahl von bekannten Fachkräften trägt dafür Sorge, daß der forst- und holzwirtschaftlichen Wissenschaft durch diese neue Zeitschrift Referate über alle wesentlichen Veröffentlichungen vermittelt werden. Die Referate sind nach dem »Oxford-System« der Dezimal-Klassifikation für Forstwesen (ODC) gegliedert, so daß ein schnelles Auffinden nach Spezialgebieten möglich ist." *Holz-Kurier*

„Die Mitarbeit von Wissenschaftlern sämtlicher Forschungsanstalten der Forst- und Holzwirtschaft des gesamten deutschen Sprachgebietes verbürgt eine besondere fachliche Geschlossenheit des Inhalts. Bei der heutigen Überfülle des Lesestoffs und der meist knappen Zeit, die zu dessen Bewältigung zur Verfügung steht, ist die »Forstliche Umschau« für die Auswertung des Fachschrifttums eine sehr wertvolle Hilfe." *Holz-Zentralblatt*

„Obwohl die Referate bei Wahrung des wissenschaftlichen Charakters vorzugsweise für den wissenschaftlich gebildeten Forstpraktiker zugeschnitten sind, wird auch der interessierte Nichtakademiker aus dem Studium der Zeitschrift erheblichen Nutzen ziehen können. – Trotz des bekannten Überangebotes von forstlichen Zeitschriften im deutschen Sprachraum ist mit dem Erscheinen dieser neuen Zeitschrift eine offensichtliche Lücke geschlossen worden." *Forstliche Mitteilungen*

„Die »Forstliche Umschau« soll in jedem größeren Forstbetrieb, vor allem in jeder forst- und holzwirtschaftlichen Bücherei vorhanden sein. Dadurch, daß man auch Einzelhefte bestellen kann, ist z. B. den Verfassern von Fachartikeln oder den Dissertanten besonders gedient." *Der Land- und Forstwirtschaftliche Angestellte*

Erscheinungsweise und Preis:

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich. Umfang je Heft: 6 Bogen à 16 Seiten. 4 Hefte (zuzüglich umfangreichem Register) bilden einen Band. Abonnementspreis je Band 89,— DM, zuzüglich amtlicher Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Einzelbezugspreis der Hefte außerhalb des Abonnements jeweils 25 % teurer, also 27,80 DM. Studenten der Forst- und Holzwirtschaft, die ihr Staatsexamen noch nicht abgelegt haben und noch nicht voll bezahlt angestellt sind, erhalten gegen entsprechenden Nachweis einen Nachlaß von 15 % auf den Abonnementspreis.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN